REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 1
Tome 79, fasc. 1, nº 1: 1-97 — Mars 1972

Zur stammesgeschichtlichen Veränderung der *Eutheria*-Ontogenesen

Versuch einer Übersicht aufgrund vergleichend morphologischer Studien an *Marsupialia* und *Eutheria*

von

Fabiola MÜLLER

Institut für Anatomie und spezielle Embryologie
Freiburg i.Ue. (Schweiz)

Mit 18 Abbildungen und 15 Tabellen

EINFÜHRUNG

Es kommen in der vorliegenden Arbeit die Ontogenesen der als höhere Säuger oder *Eutheria* zusammengefassten *Mammalia* zur Besprechung. Ihre Gegenüberstellung mit der Embryonalentwicklung der Beutel tiere *(Marsupialia)* oder *Metatheria* gestattet ein klareres Erfassen und eine sicherere Interpretation der Sondermerkmale. Die stammesgeschichtlich orientierte Fragestellung verlangt dabei die Möglichkeit, primitive von fortgeschrittenen und hoch evoluierten Säugern zu unterscheiden. Zu den bisher erfolgreichsten Versuchen, die Vielfalt der *Eutheria* nach ihrer Evolutionshöhe zu ordnen, gehört jener von

Portmann (1951, 1962, 1970) und Mangold (1966); die von den Autoren aufgrund der Hirnindices vorgenommene Stufung gründet vor allem auf der quantitativ erfassbaren Tatsache, dass die Säuger eine Massenvermehrung des Gehirns aufweisen, welche die durch blosse Zunahme der Körpergrösse verlangte Gewichtssteigerung des nervösen Apparates weit überschreiten kann. Ich verwende zur Charakteristik der *Eutheria* als primitive beziehungsweise evoluierte die von Mangold (1966) errechneten Totalindices. Der Totalindex bezeichnet das Massenverhältnis von Integrationszentren (Bulbus olfactorius, Gross- und Kleinhirnhemisphären) zu Elementarzentren (Stammrest: Diencephalon, Mesencephalon, Pons, Myelencephalon); im Falle der Insektenfresser gibt der Index an, um wievielmal die Integrationszentren schwerer sind als der eigene Stammrest, im Falle aller andern *Eutheria*, um wievielmal die Integrationszentren schwerer sind als jener Stammrest, den die Formen hätten, wenn sie der Insektivoren-Stufe angehörten. Bei primitiven *Eutheria* ist der TI niedrig, d.h. die Hirnteile mit integrierender Funktion sind nur wenig schwerer als die Zentren des Elementarapparates. Der TI des Menschen stellt mit einem Wert von 214 den höchsten bis jetzt bekannten Totalindex dar, jener des Pottwal mit 192—206 kommt ihm recht nahe.

Unter Evolution des Ontogenesetypus (O-Typus) verstehen wir im vorliegenden Zusammenhang die stammesgeschichtliche Veränderung des Geburtszustandes bei Säugern und ihren Vorfahren. Es ist zwar die Tatsache schon lange bekannt, dass in dieser Wirbeltiergruppe, wie übrigens auch bei den Vögeln, zwei sich je ähnliche Grundformen von Neonaten, Nesthocker und Nestflüchter, vorkommen. Die Frage, welche Rolle diesen Geburtszuständen in der Stammesgeschichte zuzusprechen und wie ihre Evolution abgelaufen sei, hat indessen erst Portmann als besonderes Problem gesehen. Das Studium dieser O- Typen kann die mannigfaltigen Ausprägungen der Nesthocker einerseits und der Nestflüchter anderseits vorerst rein beschreibend erfassen. Es sei hier der Dank all jenen Zoologen ausgesprochen, die durch ihre Einzeldarstellungen einen unentbehrlichen Beitrag zu vorliegendem Ordnungsversuch beisteuern. Eine möglichst umfassende Kenntnis dieser Neonaten vermittelt uns einen Querschnitt zum Evolutions z u s t a n d der rezenten Formen. Für ein Studium ihrer Evolutions-p r o z e s s e gibt das in den rezenten Neonaten vorliegende Material dann Aufschluss, wenn es verschiedenste stammesgeschichtliche Stufen umfasst. Das ist der Fall. Wir finden gleichsam „fossilisierte“ O-Typen vor und zwar in jenen Linien, die aus verschiedenen später dargestellten Gründen in ihrer Phylogenese stillgestanden sind oder sich zumindest äusserst langsam fortentwickeln. So begegnet uns eine ganze Skala gestaltlich verschiedener Nesthocker, die nur in ihrem Verhalten als hilfsbedürftige Wesen übereinstimmen und einer je anderen Evolutionsstufe zugehören; auch bei den Nestflüchtern lassen sich unterschiedliche Reife- und Evolutionsgrade feststellen.

Die Geburtssituation aller Nesthocker und vieler Nestflüchter stellt bei den Säugern im Hinblick auf die evoluiertesten *Eutheria* zugleich ein bestimmtes Ontogenese-Stadium dar, das von ihnen durchlaufen wird. Unter den ontogenetischen Stufen gibt es welche, denen einerseits eine besondere stammesgeschichtliche Bedeutung zuzukommen scheint und welche anderseits zugleich auch in der Individualentwicklung klar definierbare und auffällige Stufen darstellen. Es sind dies vor allem zwei durch je bestimmte Merkmalskorrelate definierte Stadien: das bei Lidverschluss erreichte (Stadium VF, VF = Vorfahren-Geburtsstadium) und jenes bei Malleus-Ablösung realisierte (Stadium MAB, MAB = Malleusablösung). Da fossile Dokumente, jetzt im eigentlichen Wortsinn, naturgemäss fehlen, sind wir auf diese ontogenetischen Rekapitulations-Stufen besonders angewiesen.

Der im folgenden unternommene Ordnungsversuch muss trotz des Umfangs der Arbeit als erweiterungsbedürftig betrachtet werden: 1. des Materials wegen, das wie im folgenden dann ausgeführt, in allen nicht durch Normentafeln belegten Fällen zu wenig umfangreich ist. Besonders für die Dokumentation der intrauterinen Entwicklungsperiode standen oft nur Einzelstadien zur Verfügung. Angaben anderer Autoren, die derartige Stadien betreffen, stammen aus verschiedensten Arbeiten; 2. Wichtige Einzelprobleme können zugunsten des Zusammenhangs nur skizziert werden.

Eigene Untersuchungen zu Spezialfragen wie Bildung und Lösung transitorischer Verschlüsse, Entwicklung des primären und sekundären Kiefergelenks wurden in früheren Studien behandelt. Was in der vorliegenden an eigener morphologischer Arbeit enthalten ist, betrifft vor allem die Feststellung der Gestaltmerkmale von Ontogenesestadien, die Gesamtsituation wichtiger Vertreter bei Lidverschluss, den Zustand bestimmter Hirnteile einiger primitiver Säuger bei Augenöffnen. Der Gesamtproblematik entsprechend habe ich die Ergebnisse meiner Studien wie die Angaben anderer Autoren behandelt und sie vor allem in den Tabellen kurz zusammengefasst, statt sie in den Zusammenhang störenden Einzelbeschreibungen vorzulegen. Dass ich den in diesem Sinn fragmentarischen Entwurf trotzdem vorlege, ist vor allem von der Zuversicht her begründet, der angestrebte Überblick vermittle für einen Teil bisher bekannter Sachverhalte in einem grösseren Bezugssystem ein besseres Verständnis und die geäusserten Feststellungen und Hypothesen werden weiterer Vertiefung und Überprüfung rufen.

Die Arbeit muss in sich folgenden Teilen im Druck erscheinen, weshalb als Vorwegnahme kurz die aus den Resultaten sich ergebende Wichtigkeit des Themas umrissen sei. Die Evolution des Ontogenesetypus erfolgt unbeschadet der systematischen Zugehörigkeit einer Form auf eine einheitliche und weitgehend übereinstimmende Weise. Es geht bei diesem stammesgeschichtlichen Prozess ja nicht um Veränderung von Einzelmerkmalen wie bei der Evolution der Arten,

sondern um die Abwandlung von diesen übergeordneten Ganzheiten. Der Einblick in ein derartiges Geschehen vermittelt damit Kriterien, welche eine Prüfung der phylogenetischen Stellung rezenter Säugervertreter und -gruppen zulassen.

Die Aufgliederung des Stoffes auf die nacheinander im Druck erscheinenden Teile ist die folgende. Nachdem im ersten der Ontogenesetypus hinsichtlich seiner Gestaltmerkmale analysiert wird, handelt der 2. Teil von den Cerebralisationsmerkmalen, der 3. von seinen zeitlichen Aspekten. Im vierten Teil wird das allgemein abgehandelte am Beispiel konkreter Vertreter und Gruppen illustriert und zusammengefasst.

Material

Mit der einleitenden Übersicht ist bereits die Problematik des Materialumfangs angedeutet. Ein Studium der Evolution des Ontogenesetypus müsste die Entwicklungsreihen der Repräsentanten aller wichtigen Säugergruppen einbeziehen können. Nun ist es aber leider so, dass wir nicht einmal über deren Geburtszustände hinreichend orientiert wären. Nur für wenige Eutheria ist die Entwicklung etwa bis Lidverschluss in Normentafeln festgehalten. Es handelt sich dabei vor allem um die Dokumentation leicht zu züchtender Labor- und Haustiere: *Acomys cahirinus* (Dieterlen, 1963), *Mus musculus* (Witschi, 1962; Wessel, 1967), *Rattus norvegicus* (Henneberg, 1937), *Cavia cobaya* (Harman und Prickett, 1931/31; Scott, 1937), *Oryctolagus cuniculus* (Minot und Taylor, 1905), *Mesocricetus auratus* (Boyer, 1948, 1953), *Spermophilus citellus* (Völker, 1922), *Sus scrofa* (Keibel, 1894/96), *Cervus capreolus* (Sakurai, 1906). Eine Übersicht zur Entwicklung von *Manis javanica* vermitteln Huisman und de Lange (1937); Daten zur Ontogenese von Primaten sind enthalten über *Tarsius spectrum* und *Nycticebus tardigradus* bei Hubrecht und Keibel (1907), über *Homo sapiens* bei Keibel und Elze (1908). Der Grossteil der Angaben zur Skelettentwicklung stammt aus Curgy (1965), der die bekannte Literatur mit Hinweisen auf den Materialumfang umfassend berücksichtigt. Des Materialmangels wegen auf die angestrebte Übersicht zu verzichten, ist bei der Wichtigkeit des Gesamtproblems wohl nicht gerechtfertigt. Die Spezialisierungstendenzen in der modernen Biologie lassen es als unwahrscheinlich erscheinen, dass die Dokumentierung vorab von selteneren Formen in absehbarer Zeit eine Ausweitung erfahre.

Ich danke hier allen, die mir bei der Beschaffung des Materials grosszügig halfen. Vorab bin ich Herrn Professor Dr. A. Portmann verpflichtet, der mir seine während langen Jahren zusammengetragene Sammlung von Säugerstadien vollständig zur Verfügung gestellt hat. Wertvollste und bereits zu Serien verarbeitete Feten durfte ich im Senckenbergischen Institut der Universität Frankfurt dank der Freundlichkeit von Herrn Professor Dr. D. Starck einsehen. Es fanden sich darunter vor allem kostbare Primatenstadien. Herrn Professor Starck

verdanke ich sodann zwei neugeborene Bären. Aus dem Hubrecht-Laboratorium in Utrecht bekam ich Stadien von *Talpa europaea*, *Sciurus vulgaris*, *Tupaia javanica* zur Bearbeitung. Einsicht in die Schnittserie einer neugeborenen *Tupaia glis* verdanke ich Herrn Dr. W. B. Spatz, Frankfurt. Stadium VF von *Tenrec ecaudatus* stammt aus einem in Bern gebliebenen Rest des Materials von Herrn Professor Dr. H. Bluntschli; es wurde mir von Herrn Professor Dr. F. Strauss freundlicherweise überlassen. Aus dem Zoologischen Garten in Basel bekam ich folgende Neonaten: *Galago senegalensis*, *Dasyprocta aguti*, *Callithrix jacchus*, aus dem Tiergarten in Zürich einen Neonatus sowie Postnatal-Stadien von *Echinops telfairi*, aus dem Schlachthaus Zürich Feten von *Bos taurus*: ich danke den Herren Dr. E. Lang und Dr. H. Wackernagel, Basel, Herrn R. Honegger Zürich und Herrn Dr. Britschgi, Zürich. Herr Professor Dr. E. Flückiger Basel stellte mir datiertes *Felis domestica-Material* zur Verfügung, von Herrn Dr. H. Müller Hinterkappelen erhielt ich ein postnatales Stadium von *Mustela erminea*. Grossen Dank schulde ich sodann Herrn cand. phil. II O. Oeschger, der mir datierte *Erinaceus*-Embryonen und Postnatal-Stadien sowie Neonaten und Jungtiere von *Echinops telfairi* aus eigenen Zuchten in der Zoologischen Anstalt Basel zur Bearbeitung überliess. Herrn cand. phil. II H. Joller Basel verdanke ich Einsicht in Embryonalstadien von *Myotis myotis*. Dank der Vermittlung von Herrn Professor Dr. G. Wolf-Heidegger konnte ich Serien einiger Embryonen von *Talpa europaea* benützen. Dank spreche ich ausserdem den technischen Assistentinnen der Zoologischen Anstalt der Universität Basel aus. Den Zuchten von Frau M. Bruderer entstammen meine *Mesocricetus-Feten*; Fräulein V. Gätzi überliess mir aus ihrem Material *Cavia*-Stadien .Besonderer Dank gebührt Frau R. Daetwyler, die unentwegt und mit Interesse beim Schneiden und Färben der vielen Serien mithalf. Herr P. Geinoz vom Zoologischen Institut der Universität Fribourg hat das Fotografieren der Embryonen besorgt, Fräulein R. Bächinger die Aufnahme der mikroskopischen Bilder.

Begriffsinventar und kurze Zusammenfassung früherer Ergebnisse

Im Laufe der früheren und der hier vorliegenden Untersuchungen wurde es notwendig, neu erkannte Tatbestände mit neuen Begriffen zu fassen. Es seien deren wichtigste als eine Art Inventar hier vorgestellt.

Tabelle 1

Material

Abkürzungen: SST: gerade Scheitelsteiss-Länge mit Stechzirkel; SSTR: Scheitelsteiss-Länge mit Fa über den Rücken gemessen; KL: Kopflänge; q: Querschnitt; s: Sagittalschnitt; h: Horizontalschr f: Flachschnitt; Glm: Gliedmassen; S: Serie; ET: Embryonaltage; PN: Postnatal-Tage.

	Alter, Länge, Stadienzugehörigkeit	Schnitte	Aufhellungspräparat
Sciurus vulgaris			
1. Praenatale Stadien		Kopf q	
Nr. 158 *b*	23 mm SST	Rumpf q	
Hubrecht Laboratorium	Stadium VF	Glm f	
Nr. 88 *a*	Kurz vor Geburt	Kopf q	
Hubrecht Laboratorium	stehendes Stadium	Glm linke Seite f	
2. *Postnatale Stadien*	66 mm SST, 13 PN ?	Kopf q, s	Rumpf
	28 mm KL	Hand f	und Extremitäten
	69 mm SST, um 18 PN ?		Rumpf
	30 mm KL		und Extremitäten
	75 mm SST, < 22 PN	Kopf q, s	Rumpf
	32 mm KL		und Extremitäten
Mesocricetus auratus			
1. Praenatale Stadien	12½ ET, 11½ mm SST	Kopf q	
		Rumpf mit Glm q	
	13¼ ET, 15/17 mm SST	Rumpf mit Glm q	
	Stadium VF	Kopf q 2 S, Kopf s 3 S	
		Kopf h 2 S	
		Glm f 2 S	
2. Neonatus	16 ET	Kopf q 2 S, h 1 S	Rumpf und Glm
	Stadium Eu-NH		
3. Postnatale Stadien	2 PN	Kopf s	
meiste Serien von Frau	3 PN	Kopf q, s	Rumpf und Glm
M. Bruderer-Herter	Stadium MAB		
	5 PN	Kopf q	
	12 PN	Kopf q	
	Stadium		
	des Augenöffnens		
Mus musculus			
1. Praenatale Stadien	10, 12 mm SST	je Kopf q	
	14½ ET, 15 mm SST	Rumpf q 2 S, s 1 S	
	Stadium VF	Kopf q 1 S, s 2 S	
		h 1 S, Glm f 2 S	
	17 mm SST	Kopf q, Glm	
	19 mm SST	Kopf q, Glm	
	22 mm SST	Kopf q, Glm	
	Stadium Eu-NH	Kopf s, Glm	
	28 mm SST	Kopf q, Glm	
	29 mm SST	Kopf q, Glm	
2. Neonatus		Kopf q 2 S, s 1 S	Rumpf und Glm
3. Postnatale Stadien	3 PN	Kopf q	
	4 PN	Kopf q	
	5½ PN, Stadium MAB	Kopf q	Rumpf und Glm
	12 PN, Lidöffnung	Kopf q	

TABELLE 1 *(Fortsetzung)*

	Alter, Länge, Stadienzugehörigkeit	Schnitte	Aufhellungspräparat
tus, weisse Laborratte			
Praenatale Stadien	17½ ET, um 21 mm SST	Rumpf q, s Glm 2 S Kopf s 2 S, h 2 S, q 2 S	
Neonatus	21 ET	Kopf s	Rumpf
Postnatale Stadien	3 PN, 4 PN	Kopf q	und Gliedmassen
›mys cahirinus			
Praenatale Stadien	21½ ET, 13½ mm SST	Kopf q	
	23½ ET, 22 mm SST Stadium VF	Kopf h q 2 S Glm	
	27½ ET	Kopf q	
	30½ ET, Stadium MAB	Kopf q	
	32½ ET	Kopf q	
Neonatus	38 ET	Kopf q, Glm	Totalpräparat
via cobaya	32 ET Stadium VF	Rumpf s, Glm Kopf q 4 S, s 3 S h 2 S	
	38 ET	Kopf s, q	
ısyprocta aguti			Gliedmassen
nrec ecaudatus			
Material Hr. Prof. BLUNTSCHLI	22,5 mm SST Stadium VF	Kopf q, Rumpf q Glm	
Neonatus, Serie 86 Hr. Prof. STARCK	54 mm SST Stadium MAB	Kopf q	
inaceus europaeus			
Praenatale Stadien von ♀ 29 des Materials OESCHGER	14/16 ET, 15,5 mm SST	Kopf q Vordergliedm	
von ♀ 112 des Materials OESCHGER	16/18 ET, 23 mm SST Stadium VF	Rumpf s, Glm Kopf q	
Neonatus	34/35 ET, KL 27 mm Stadium Eu-NH	Kopf q, Glm	
Postnatales Stadium	12 PN, nahe MAB und Augenöffnen	Kopf q	Gliedmassen
:hinops telfairi			
Neonatus	55 mm SST, Stadium MAB	Kopf q, Glm linke Seite	Totalpräparat
Stadium mit Augenöffnen	10 PN	Kopf q	Gliedmassen rechte Seite

TABELLE 1 *(Fortsetzung)*

	Alter, Länge, Stadienzugehörigkeit	Schnitte	Aufhellungspräparat
Talpa europaea			
1. Praenatales Stadium Serie von Hr. Prof. LUDWIG	22 mm SST Stadium VF	Kopf q, s, h Rumpf s	
2. Neonatus, Nr. 194 Hubrecht Laboratorium	33 mm SST, noch vor Stadium Eu-NH	Kopf q Glm rechte Seite	
Lepus europaeus			
Praenatale Stadien	24 mm SST	Kopf q Rumpf q, s, Glm	
	52 mm SST	Kopf q	
	54 mm SST, vor Eu-NH	Kopf q, Glm	
Oryctolagus cuniculus			
Neonatus		Ohrregion q	Rumpf und Gliedmassen
Myotis myotis			
Nr. 4/7 aus dem Material von H. JOLLER	12 mm SST Stadium VF	Kopf q Rumpf s, Glm	
Chaetophractus sp.			
Neonatus * 22.7.1938, Zoologischer Garten, Basel	35 ET, 100 mm SST		Total aufgehellt
Bradypus sp., Serie 175 Hr. Prof. STARCK	36 mm SST Zwischen VF und Eu-NH	Kopf q	
Serie 171 Hr. Prof. STARCK	64 mm SST Stadium Eu-NH	Kopf q	
Dasypus novemcinctus Serie 115, Hr. Prof. STARCK	54 mm SST Stadium Eu-NH	Kopf q	
Eigenes Stadium	70 mm SST Stadium MAB	Ohrregion s	Gliedmassen Kopfhälfte
Mustela erminea			
von Hr. MÜLLER	Entwicklungsmässig 10 PN, KL 27 mm	Kopf q Hand, Fuss	
Felis domestica			
1. Praenatale Stadien	42 mm SST Stadium VF	Kopf q 2 S h	
	60 mm SST	Kopf q, h	
Serie 144, Hr. Prof. STARCK	83 mm SST Stadium Eu-NH	Kopf q	
2. Neonatus		Ohrregion q	Total aufgehellt

TABELLE 1 *(Fortsetzung)*

	Alter, Länge, Stadienzugehörigkeit	Schnitte	Aufhellungspräparat
is familiaris			
Praenatales Stadium, Nr. 140 Hr. Prof. STARCK	86 mm SST, vor aber nahe Eu-NH	Kopf q	
us arctos ferox		Kopf q	
Neonatus, Serie 241/43 Hr. Prof. STARCK			
us arctos			
Neonatus, Geschenk von Hr. Prof. STARCK	226 mm SSTR	Ohrregion q	Fuss
cavia			
Praenatales Stadium von *P. arborea*	104 mm SST, 125 mm SSTR, Stadium MAB überschritten	Ohrregion q	Gliedmassen
Neonatus von *Procavia* sp.			Gliedmassen
taurus	61 mm SST	Kopf q, s	
	70 mm SST		Total aufgehellt
	97 mm SST		Total aufgehellt
	100 mm SST		Total aufgehellt
	105 mm SST	Kopf q, s	
	114 mm SST		
	140 mm SST		Total aufgehellt
scrofa, Serie 20 Hr. Prof. STARCK	30 mm SST vor VF	Kopf s Rumpf mit Glm s	
us caballus	72 mm SST	Kopf q, s Glm	
aia javanica 576 *b*			
Hubrecht Laboratorium praenatales Stadium	22 mm SST Stadium VF	Kopf q, Glm	
glis	59 mm SST	Kopf q	
Neonatus, Serie Hr. Dr. SPATZ			
crocebus murinus			
Serie EM 193 *a* Prof. FEREMUTSCH, Bern	15,5 mm SST Stadium VF	Kopf q	
odictius potto			
Totgeburt 13.2.1952 von Hr. Dr. RAHM	125 mm SSTR	Glm	Gliedmassen

Tabelle 1 *(Fortsetzung)*

	Alter, Länge, Stadienzugehörigkeit	Schnitte	Aufhellungspräparat
*Galago senegalensis** Neonatus	69 mm SST 85 mm SSTR		Gliedmassen
Callithrix jacchus			
1. Praenatales Stadium Hubrecht Laboratorium	34 mm nach Stadium VF	Kopf q	
2. Frühgeburt 9.3.67, Zoologischer Garten Basel	59 mm SST 75 mm SSTR	Ohrregion q	Gliedmassen
Cebus capucinus (Totgeburt) Neonatus, Langen-Erlen	225 SSTR		Gliedmassen
Macaca			
1. Praenatales Stadium *M. javanicus* Nr. 120/23 Hr. Prof. Starck	85 mm SST Stadium MAB	Kopf q	
2. *M. irus*, als Frühgeburt bezeichnet	105 mm SST Stadium MAB		Gliedmassen
3. Postnatales Stadium *M. cynomolgus*	2 PN, etwa 150 mm		Gliedmassen
Papio hamadryas Nr. 237, Hr. Prof. Starck	33 mm SST Stadium VF	Kopf q	
Pan troglodytes Praenatales Stadium 382, 321 Hr. Prof. Starck	71 mm SST zwischen Eu-NH und MAB	Kopf q Glm	
Balaenoptera physalus T 223, Hr. Prof. Pilleri	90 mm Gesamtlänge	Kopfhälfte q	

Ontogenesetypus

Unter Ontogenesetypus verstehen wir einen bestimmten Geburtszustand, der primär durch den Grad der erreichten Cerebralisierung und in einem bestimmten Umfag auch durch die Gestaltorganisation (Müller, 1969 *b*) definierbar ist. Der Cerebralisationsgrad ist bestimmt 1. durch die Hirnmasse, fassbar im Vermehrungsfaktor n. Portmann und Mangold; der Vermehrungs-

faktor ist die Zahl, mit welcher das Gewicht des Neonaten-Gehirns multipliziert werden muss, um das Adultgewicht zu erhalten; 2. durch die Hirnstruktur und zwar in jenen Fällen, wo Strukturentwicklung und Massenzunahme gesonderte und unabhängige Cerebralisationsprozesse darstellen würden. Wir wissen über des Verhältnis der beiden Prozesse noch nichts näheres. PORTMANN und MANGOLD stellen fest, dass ein Vermehrungsfaktor von mehr als 5 immer einen Nesthocker, ein Wert von weniger als 5 immer einen Nestflüchter charakterisiert, gleichgültig, ob im ersten Fall der Faktor im Hinblick auf die Vögel einen Nesthocker charakterisiert, der von einem primitiven Nestflüchter abzuleiten ist oder im zweiten Falle im Hinblick auf die Säuger einen Nesthocker, der stammesgeschichtlich auf dem Weg zum sekundären Nestflüchter sich befindet. Wenn wir in Tabelle 2 auch die Vorfahren der Säuger einbeziehen, so stellen wir bezüglich der phylogenetischen Stufe der beiden Nesthocker völlige Übereinstimmung fest; auch der Säuger- ist wie der Vogel-Nesthocker direkt aus einem primitiven Nestflüchter abzuleiten. Der Unterschied zwischen Vögeln und Säugern besteht darin, dass bei letzteren der Nesthocker die Vorstufe zu einem neuen Nestflüchterstatus darstellt.

TABELLE 2

Stammesgeschichtlicher Übergang zum Nesthocker bei Vögeln und Säugern; Ontogenesetypen der Eutheria

Vögel				
Primärer Nestflüchter ——→	Nesthocker			
*Säuger**				
Primärer Nestflüchter ——	Primitiver Nesthocker ——	Primitiver sekundärer Nestflüchter ——	——→	Evoluierter sekundärer Nestflüchter
			Evoluierter Nestflüchter m. Nesthockermerkmalen [1]	
Primärer Nestflüchter ——	Primitiver Nesthocker ——	——	→ Evoluierter Nesthocker [2]	
	VERMEHRUNGSFAKTOR: > 5	VERMEHRUNGSFAKTOR: um 2	VERMEHRUNGSFAKTOR: 1: 4—2 2: > 5, bis 40	VERMEHRUNGSFAKTOR: < 5

* Unter Berücksichtigung der rezent nicht mehr vorhandenen Vorfahren.
[1] *Primates.*
[2] *Fissipedia* und ein Teil der *Primates, Sciuridae.*

Wir sehen: der Begriff O-Typus als Oberbegriff für Nesthocker und Nestflüchter enthält bereits eine Cerebralisationskomponente. Darum sprechen wir nach Möglichkeit einerseits von Gestaltzustand und Gestaltentwicklung, anderseits von Cerebralisationsgrad und Hirnentwicklung.

Das Verständnis für den Wechsel verschiedener O-Typen innerhalb der gleichen Gruppe (Tabelle 2) erschliesst sich m.E. aus der Betrachtung des Trends zu immer höherer Cerebralisation, welcher bei Vögeln und Säugern zu beobachten ist. Grössere Massenentfaltung des Gehirns verlangt längere Entwicklungszeit. Soll durch langdauernde Hirnentwicklung die Erhaltung der Art infolge langer Unreifephasen der Nestlinge nicht unnötig gefährdet werden, ist die Etablierung einer immer länger dauernden intrauterinen Entwicklungszeit, die Evolution der Viviparität, notwendig. Die Zeitverkürzungen, die auf dem Weg zum Lebendgebären vorerst notwendig werden, haben bei Säuger-Vorformen die Entstehung von Nesthockern zur Konsequenz (MÜLLER, 1969 *a*). Erst nach dem Übergang von der oviparen zur viviparen Nesthockerstufe kann die Tragzeit sukzessive verlängert werden, so dass jetzt sekundäre Nestflüchter mit der Möglichkeit zu immer stärkerer Massenvergrösserung des Gehirns evoluieren. Wir werden sehen, dass auch der Typus des mit offenen Sinnesorganen geborenen, motorisch noch recht unbeholfenen Primaten (sekundärer Nesthocker n. PORTMANN) höchst wahrscheinlich im Zusammenhang mit der Volumenvergrösserung des Gehirns entstanden gedacht werden kann.

Bezeichnung der Ontogenesetypen

PORTMANN hat folgende Begriffe zur Bezeichnung der O-Typen einführt: der *sekundäre Nestflüchter* der *Mammalia* unterscheidet sich vom *primären Nestflüchter* der *Sauropsida* dadurch, dass ihm stammesgeschichtlich Ahnen vom primären Nesthockertypus vorausgehen. Als *primäre* gelten die mit geschlossenen Sinnesorganen zur Welt kommenden *Nesthocker* der Vögel und der primitiven Säuger. Der *sekundäre Nesthocker* zeichnet sich durch offene Sinnesorgane und motorische Unreife aus.

Da der Gestaltzustand der primären Nesthocker ein recht verschiedener sein kann, habe ich folgende Bezeichnungen eingeführt: Der Typus des *extremen Nesthockers* findet sich bei den Neonaten der *Monotremata* und der *Marsupialia.* Die in der Ontogenese als Stadium VF bezeichnete stammesgeschichtlich eventuell früheste Geburtssituation von *Eutheria*-Vorfahren verkörpert ihn in etwas weniger extremer Ausprägung. Mit *Eutheria-Nesthocker* wird ein Geburtszustand bezeichnet, der bei Nagern und Insektenfressern häufig vorkommt. Der stammesgeschichtlich unmittelbar auf die Nesthockerstufe folgende noch niedrig cerebralisierte Nestflüchter ist ein *primitiver Eutheria-Nestflüchter*, Neonaten der *Eutheria*-Nestflüchter mit einem TI > 10 heissen *evoluierte Eutheria (Eu)- Nestflüchter.*

Evolution des O-Typus und Veränderung des Geburtszustandes

Evolution des O-Typus bedeutet innerhalb der Säuger eine kontinuierliche Abwandlung des Geburtszustandes von der Nesthocker zur Nestflüchter-Situation. Im Normalfall ist damit der Fortschritt von niedriger zu höherer Cerebralisationsstufe verbunden. Prospektiv kann deshalb jede dieser Veränderungen als „Verbesserung" des Geburtszustandes betrachtet werden.

— Eine Veränderung des O-Typus hinsichtlich seiner Gestaltkomponente kommt zustande infolge Geburt auf je fortgeschrittenerem Gestaltzustand. Mit ihm ist ein wirklicher Fortschritt noch nicht hinsichtlich der rezenten Situation, sondern lediglich praesumptiv, im Rahmen der noch weiterlaufenden Evolution gegeben, indem auf diese Weise die Geburtsorganisation immer näher jener somatischen Grundlage MAB kommt, welche die früheste Voraussetzung für eine Aktualisierung von Nestflüchterverhalten darstellen dürfte (MÜLLER, 1969 *b*, *c*; vergl. S.72). Von der Gestaltstufe Eu-NH bis zum Geburtsstadium mit weit fortgeschrittener Ossifikation führen kontinuierliche Zwischenstadien.

— Ein Fortschritt bezüglich der Cerebralisierung kommt durch Verkleinerung des Vermehrungsfaktors zustande. Fällt infolge fortschreitender Verlängerung des intrauterinen Aufenthalts der Wert unter 5, so ist die Evolution des Nesthockers zum Nestflüchter erreicht. Bei Eu-Nestflüchtern können wir von einer „Verbesserung" des Geburtszustandes sprechen, wenn der TI der Adultform ansteigt.

Gestaltstadien

Da wir es mit einer Evolution der O-Typen zu tun haben, besteht unser Material aus Neonaten; diese Neugeborenen sind das Produkt einer bereits durchlaufenen stammesgeschichtlichen Entwicklung. Über mögliche Anfänge der phylogenetischen Reihe müssen ausserdem die intrauterin durchlaufenen Stadien der rezenten Formen Auskunft geben. Tabelle 3 enthält die Ossifikationsmerkmale, welche die wichtigsten Gestaltstadien charakterisieren. Die in der Tabelle verwendeten Abkürzungen besagen:

TABELLE 3

Ossifizierende Skelettelemente der Gestaltstadien VF bis MAB

	Gliedmassen- und Beckenelemente	Desmale Kopfelemente	Chondrocraniale Elemente
STADIUM VF	Clavicula	Dentale	
		Maxillare	
		Praemaxillare	
		Parietale	
		Frontale	
	Humerus	Vomer	
	Radius	Palatinum	
	Ulna	Squamosum	
	Femur	Jugale	
	Tibia	Pterygoid	
	Fibula	Lacrimale	
		Nasale	
	Ilium	Tympanicum	
		Goniale	Ala temporalis
STADIUM EU-NH	Endphalangen 2—5	Interparietale	
	Metacarpalia 2—5		Exoccipitalia
	Metatarsalia 2—5		Basioccipitale
			Supraoccipitale
	Ischium		Basisphenoid
	Alle Phalangen-glieder		Orbitosphenoid
			Praesphenoid
	Pubis		Ohrkapsel
STADIUM MAB	Calcaneus Talus		Malleus, Incus
	Beginn der Carpus-ossifikation		Siebbeinplatte
	Fortschreitende Tarsus- und Carpus-ossifikation		

LISTE DER ABKÜRZUNGEN

VF Vorfahrenstadium, hypothetisch als Geburtsstadium von Proto-*Eutheria* interpretiertes Stadium, welches von den rezenten Formen intrauterin durchlaufen wird,

Eu-NH Geburtsstadium der primitivsten rezenten *Eutheria*,

MAB Stadium mit Malleus-Ablösung.

Ausser diesen für die Gestaltstadien gebrauchten werden folgende Abkürzungen verwendet:

ENFl	evoluierte Nestflüchter	O-Typus	Ontogenesetypus
ET	Embryonaltage	PKG	primäres Kiefergelenk
Eu	*Eutheria*	PN	postnatale Tage
KG	Kiefergelenk	PNFl	primitiver *Eutheria*-Nestflüchter
MK	Meckelscher Knorpel	SKG	sekundäres Kiefergelenk
Mo	Monate	TI	Totalindex
NFl	Nestflüchter	Wo	Wochen

Kombination von Gestalt- und Cerebralisationsstufen

Ein bestimmter Gestaltzustand bei Geburt kann Formen von je verschiedenem Totalindex zugehören, sodass sich stammesgeschichtlich je neue Evolutionsstufen der O-Typen ergeben. Ein mit der Organisation MAB zur Welt kommender Nesthocker mit einem Adult-TI von weniger als 10 stellt einen phylogenetisch primitiveren O-Typus dar als ein Neonatus derselben Gestaltsituation aber mit einem Adult-TI von >10. Analoge Stufungen ergeben sich für Nestflüchter der Organisation MAB usw. In Tabelle 12 sind die bekannten Säuger in dieser Weise nach Gestalt- und Hirnmerkmalen geordnet.

Entwicklungsdauer und Evolution der Tragzeit

Die praenatale Entwicklungsphase könnte im Hinblick auf unser Gestaltstadium VF günstig gegliedert werden in eine embryonale bis zum Lidverschluss dauernde und in eine fetale, bis zur Geburt sich erstreckende Periode. Wir sprechen jedoch aus didaktischen Gründen nur von Embryonalzeit und bezeichnen alle praenatalen Entwicklungsdauern mit ET (absolute Werte grossteils n. ASDELL, 1964). Postnatale Entwicklungszeiten versehen wir mit der Abkürzung PN.

Die bis zur Geburt sich erstreckende Entwicklungsdauer = *Tragzeit* erfährt im Verlaufe der Stammesgeschichte eine kontinuierliche Verlängerung und ist im Normalfall von einer Verbesserung des Geburtszustandes begleitet. Tritt nur die Verlängerung, nicht aber eine gleichzeitige Verbesserung der Geburtssituation auf, spreche ich von *Tragzeitdehnung*. Bis zum Erreichen des primitiven Eu-Nestflüchterstadiums erfolgt die Verlängerung durch das Anfügen geringer Zuwachszeiten: ich spreche von additiver *Tragzeitverlängerung*. Sie hat zur Folge, dass die Neugeborenen einer evoluierenden Form kontinuierlich mit je fortgeschrittenerer Geburtsorganisation zur Welt kommen bis die Verlängerung schliesslich ein Ausmass erreicht hat, da Geburtstermin und Augenöffnen zusammenfallen und ein Nestflüchter geboren wird. Die intrauterinen Dauern der höheren *Eutheria* entstehen durch eine multiplikative Verlängerung der beim Erreichen des Nestflüchterstatus vorliegenden Tragzeit. Sie erscheinen dieser gegenüber nämlich um einen bestimmten Faktor vervielfacht. Von der Verlängerung ist die vor der

Implantation liegende Zeitphase ausgeschlossen. Die multiplikative Tragzeitverlängerung schafft die für höhere Massenentwicklung des Gehirns notwendigen intrauterinen Entwicklungsdauern. Gleichbleibende Entwicklungsgeschwindigkeiten vorausgesetzt, kann die Volumenvergrösserung umso ergibiger ausfallen, je stärker die Tragzeit verlängert wird.

Entwicklungsgeschwindigkeit

Wir definieren die Entwicklungsgeschwindigkeit als Entwicklungsfortschritt in der Zeiteinheit. Verlängerung der Ontogenesezeit (Zeit bis Augenöffnen) ohne gleichzeitige Vergrösserung der Leistung (= Steigerung des Hirnindex) bedeutet Verlangsamung der Entwicklungsgeschwindigkeit.

Voraussetzungen und methodische Grundlagen

1. *Die Dokumente*

Während für ein Studium der Evolutionsprozesse der adult realisierten Säugerformen die Paläontologen auf Fossilmaterial zurückgreifen können, fehlen uns derartige Dokumente. Denn Versteinerungen sagen über den O-Typus einer Form nichts aus. Auch für die Paläontologen liegt übrigens unter anderem gerade darin eine Schwierigkeit, indem eine Zuordnung von Übergangsformen entweder zu reptilhaften Säugern oder zu noch säugerähnlichen Reptilien aufgrund morphologischer Kriterien nicht möglich ist, da er keine Aussage darüber machen kann, ob die Jungen dieser Formen noch als Nestflüchter wie die *Reptilia* oder bereits als Nesthocker wie die *Mammalia* zur Welt kamen. Es gehört aber zum Typus des echten primitiven Säugers, dass als Folge der Evolution zur viviparen Fortpflanzungsweise die Jungen als Nesthocker geboren werden (Müller, 1969 *a*).

In gewissem und übertragenem Sinn stehen aber auch uns eine Art Fossilien zur Verfügung. Wegen fehlender Tragzeitverlängerung oder infolge des Auftretens von Tragzeitdehnungen können sich Blockierungen einstellen, sodass vor allem primitive Formen ihren O-Typus unverändert beibehalten. Damit liegen rezent dann Geburtsverhältnisse vor, wie sie für stammesgeschichtlich sehr frühe *Eutheria* und sogar für ihre Ahnenformen charakteristisch sein dürften. Derartige Neonaten sind ausser bei den primitiv gebliebenen *Eutheria* innerhalb der *Marsupialia* und bei den *Monotremata* anzutreffen. Weitere Dokumente verdanken wir dem Umstand, dass in der Ontogenese aller, auch der höchst evoluierten *Eutheria*, die Gestaltentwicklung in wichtigen Zügen als Rekapitulation abläuft und dass früher in der Phylogenese einmal als Neonaten aufgetretene Stadien sich jetzt als intrauterine Stadien vorfinden. Wir werden sehen, dass wir dabei für das frühest

realisierbare Geburtsstadium VF ein Merkmalskorrelat antreffen, das erste Funktion der lebensnotwendigen Organe garantiert.

Für das Eintreten von stammesgeschichtlich später als in VF aufgetretene Geburtszustände sind an intrauterinen Stadien keine besonderen Gestaltindizien mehr abzulesen. Doch ermöglicht uns die reiche Skala der rezent vorhandenen Neonati die Feststellung, dass auch nach VF in bezug auf die Geburtsgestalt Rekapitulationsprozesse vorliegen, wenn wir von Spezialisationen und Grössenveränderungen absehen. Dabei werden auch funktionell unwichtig gewordene Strukturen (siehe transitorische Verschlüsse) immer noch ausgebildet. So vollzieht sich die Gestaltentwicklung im O-Typus dank der Wiederholung früher stammesgeschichtlicher Phasen und Zustände relativ übersichtlich.

Evolution der Säuger besagt aber in erster Linie Cerebralisation. Und hier haben wir um sehr vieles komplexere Verhältnisse zu erwarten. Frühere Arbeiten (MÜLLER, 1969 *a*, *b*) haben darüber bereits soviel ergeben, dass die Cerebralisationsprozesse in grosser Unabhängigkeit zur Gestaltentwicklung verlaufen.

Aufgrund dieser ganz andersartigen Dokumentation liegen beträchtliche Unterschiede zur paläontologischen Arbeitsweise vor. Während der Paläontologe das Resultat einer stammesgeschichtlichen Veränderung vor sich hat und er ihr Werden infolge der Lückenhaftigkeit des Materials nur mit Hilfe von Formenreihen erfassen kann, besteht dank der Rekapitulationen für uns die Möglichkeit, das Werden selbst zu verfolgen. Im Falle der Paläontologen wird die Phylogenese der Adultformen, in dem unsern jene ihrer Neonaten zu rekonstruieren versucht. Durch Einbezug der ontogenetischen Zeit wird es unter Umständen möglich, mit Hilfe geeigneter Kriterien Aussagen zur Evolutionsgeschwindigkeit zu formulieren. Was an Vorteilen der ontogenetischen Methode weiter ins Gewicht fällt, ist sodann der Umstand, dass unsere Dokumente nicht allein über die dem Paläontologen oft nur in Fragmenten zugänglichen Skelett-Teile, sondern auch über deren Zuordnung zu andern Organen Auskunft geben. Ich denke hier vor allem an die Wichtigkeit, die der epitheliale Lippenverschluss in der Phylogenese des sekundären Kiefergelenks gespielt haben muss (MÜLLER, 1968 *a*).

Die beiden Arbeitsweisen sind komplementär. Während aber die paläontologische sich schon lange eingebürgert hat und ihre Methoden im Verlaufe der Zeit stetig verbessert werden konnten, bedeutet das Studium der stammesgeschichtlichen Veränderungen der Ontogenesetypen noch weitgehend Neuland. Die schon von PORTMANN erarbeiteten und hier etwas ausgeweiteten Methoden bedürfen weiterer Verbesserung. Doch schon jetzt dürften die mit ihrer Hilfe gewonnenen Einsichten und Hypothesen dazu angetan sein, diesem noch weithin unbekannten Arbeitsgebiet mehr Beachtung zu erwerben.

2. *Zur Frage der Methoden*

Ein Studium der evolutiven Veränderungen der *Eutheria*-Geburtszustände setzt klar definierte und innerhalb der konkreten Fälle bereits bekannte O-Typen voraus. Das methodische Vorgehen für eine (in dieser Arbeit zum grossen Teil noch zu leistende) Einstufung von Ontogenese- und Geburtsstadien rezenter *Eutheria* ist deshalb zu trennen von jenen methodischen Gesichtspunkten, die den Vergleich der O-Typen als solchen betreffen.

a. *untergeordnete methodische Gesichtspunkte*

welche die Einordnung der Neonaten zu definierten Gestalt- und Hirnstadien betreffen, sind in früheren Arbeiten besprochen worden. Sie sollen nur kurz zusammengefasst werden.

aa. die Aufstellung von Gestaltstadien

wird möglich durch den Umstand, dass die Gestaltentwicklung in grossen Zügen als Rekapitulation abläuft. Das gilt vorab für die Ossifikationsprozesse (Müller, 1968 *b*, 1969 *a*). Aeusserst konservativ wird im Ontogeneseplan auch die Entstehung der transitorischen Verschlüsse beibehalten. Dem vorübergehend vorhandenen Nasenpfropf hat bereits Weber (1949) Indizcharakter abgesprochen. Ich schliesse mich dieser Ansicht an. Auch der Zustand des Integuments kann in unsere Betrachtung nur mit Vorsicht einbezogen werden. Es finden in der Integumentdifferenzierung in Anpassung an neue Tragzeitverhältnisse Verschiebungen statt, die zudem durch ökologische Faktoren noch modifiziert sein dürften. So werden zum Beispiel die *Fissipedia* der Gestaltstufe MAB mit stark behaartem Integument geboren, während *Myotis myotis* auf viel fortgeschrittener Gestaltstufe fast nackt zur Welt kommt. Aufgrund vorab der Ossifikationsmerkmale unterscheiden wir die in Tabelle 3 eingetragenen Gestaltstadien. Stadium VF ist ausser durch die angeführten Verknöcherungen durch eben entstandenen Lidverschluss, durch verwachsenen Meatus acusticus und durch geschlossenen sekundären Gaumen charakterisiert.

Fakten, welche die Eingliederung von Ontogenese- und Geburtsstadien zu diesen Gestaltstadien veranlassen, können entsprechend der Hauptthematik für individuelle Vertreter nicht im einzelnen aufgeführt werden. Sie werden in vielen Einzelarbeiten bereits gegeben und müssen dort eingesehen werden. Für wichtige und besonders gut dokumentierte Formen sind detailliertere Angaben in den Tabellen 10, 11 aufgeführt. Eine möglichst umfassende Einstufung der *Eutheria* nach Literaturangaben und eigenen Untersuchungen wird in Teil 4 angestrebt.

bb. methodische Grundlagen für die Aufstellung von Hirnstadien

Da im O-Typus ausser einem bestimmten Gestalt- auch ein bestimmter Hirnzustand vorliegt, müssen wir auch Hirnstadien aufstellen, falls zu erwarten ist, dass Gestalt- und Hirnentwicklung je eigene Wege gehen. Ich habe mit einem abgekürzten Verfahren in einer Arbeit zum Verhältnis eben dieser beiden Prozesse festgestellt, dass nach Gestaltstadium VF diese Unabhängigkeit vorhanden und die Aufstellung derartiger Hirnstadien eine methodische Notwendigkeit ist (MÜLLER, 1969 *b*); sie müssen, unbeschadet der je verschiedenen Adultcerebralisation von allen Formen duchlaufen werden. Ich verwende vorläufig, nach dem eben erwähnten abgekürzten Verfahren zwei derartige Stadien, die innerhalb verschiedener *Eutheria* verglichen werden können: das bei Lidverschluss vorliegende und jenes beim Augenöffnen realisierte.

1. Hirnmerkmale des Lidverschluss-Stadiums liegen bei verschiedensten *Eutheria* in übereinstimmender Weise vor; ich habe sie bei folgenden Formen entweder selbst festgestellt oder durch Literaturangaben belegt gefunden für *Mus musculus*, *Sciurus vulgaris*, *Oryctolagus cuniculus* (BECK, 1940), *Lepus europaeus*, *Talpa europaea*, *Erinaceus europaeus*, *Tupaia javanica*, *Microcebus murinus*, *Equus caballus*, *Bos taurus*. Im Bulbus olfactorius ist die Anlage der Pyramidalis interna deutlich; in der Retina ist die Nervenfaserschicht sichtbar, die Anlage der Ganglien-Zellschicht vorhanden und von der äusseren primitiven Körnerschicht gut zu unterscheiden; in den Hemisphären ist die Rindenplatte vollständig angelegt; an Kommissuren sind hier vorhanden die C. anterior und (*Microcebus murinus* ausgenommen) die C. hippocampi; Corpus callosum-Fasern sind in den meisten Fällen noch nicht ausgebildet. Die Kleinhirnplatte weist ausser der Granularis externa ein Stratum moleculare und eine dichte Zone bipolarer Neuroblasten auf.

Die mir bekannten *Marsupialia* und *Tachyglossus aculeatus (Monotremata)* realisieren beim unmittelbar vor Geburt entstehenden Lidverschluss einen primitiveren Hirnzustand: Es liegen in den Hemisphären lediglich die Matrix, eine Mantelschicht und zum Teil eine Randzone vor (MÜLLER, 1969 *a*) (Abb. 12).

2. Auch zur Zeit des Augenöffnens ist ein bestimmter Hirnzustand erreicht, der durch die Lösung der Lidverwachsung indikatorartig nach aussen angezeigt wird. Die zu diesem Zeitpunkt realisierte Strukturierung darf wohl als adultnah bezeichnet werden. Dafür sprechen bei primitiven Formen folgende Fakten: Zur Zeit des Augenöffnens tritt der reife EEG (Elektro-Encephalogramm)-Typus auf; ein relativ fortgeschrittener Mylinierungszustand ist vorhanden; schon einige Zeit vor dem Augenöffnen setzt eine bedeutende Produktion von NISSL-Substanz ein; es entstehen „spindle

bursts", welche die letzte Differenzierungsphase der Dendriten anzeigen; die Cortexschichten sind weitgehend zu unterscheiden; es treten koordinierte Bewegungen auf. Aber nicht allein bei primitiven *Eutheria*, sondern selbst bei *Homo sapiens* ist n. Angaben in KAHLE (1969) bei Feten von 7Mo (das sind Entwicklungsstadien mit sich öffnenden Augen) ein fortgeschrittener Differenzierungsgrad erreicht: im 7.Mo besteht in fast allen Hemisphären-Regionen die Rinde aus sechs Schichten, die Matrix ist zum Teil völlig aufgebraucht und das embryonale Ependym in Bildung.

Bei Lidverschluss liegt also bei vielen *Eutheria* ausser einer übereinstimmenden Gestalt- auch eine vergleichbare Hirndifferenzierung vor: das Lidverschluss-Stadium kann als Gestalt- und Hirnstadium verwendet. werden. Da im Gegensatz dazu das Augenöffnen und der ihm korrelierte Hirnzustand bei verschiedenen Formen je verschiedener Gestaltdifferenzierung zugeordnet sein kann, brauche ich das Lidöffnungs- nur als Hirnstadium.

Beim Vergleich der Hirnstadien verschiedener Formen mache ich im Sinne einer Arbeitshypothese die Voraussetzung, die Strukturierungs- und Massenentwicklungsprozesse würden auf allen Cerebralisationsstufen in gleichbleibender Zuordnung sich vollziehen. Von höher cerebralisierten Formen ist dabei zu erwarten, dass sie eine bestimmte Differenzierung später erreichen als niedrig cerebralisierte, weil mehr Hirnmasse ausgebildet werden muss.

Da grössere Massenentwicklung des Gehirns längere Entwicklungsdauer beansprucht, liegen bei gleichbleibender Entwicklungsgeschwindigkeit für je höhere Cerebralisationsstufen je neue absolute Entwicklungsdauern vor. Die Beachtung dieser Umstände ist für eine Beurteilung der Zeitverhältnisse wichtig. Ich erläutere anhand eines Beispiels. *Felis domestica* und *Canis familiaris* öffnen die Augen nach einer übereinstimmenden Dauer von 63ET + 14PN (*Canis* ev.12), doch bildet *Canis familiaris* mit einem Adult-TI (*Canidae* TI > 25) ein schwereres Gehirn aus als *Felis domestica* mit einem TI von 19,5. *Canis* weist gegenüber *Felis* eine raschere Hirnentwicklung auf.

Es ist also zur Beurteilung des zeitlichen Aspekts die Kenntnis der TI (n. MANGOLD-WIRZ, 1966) unerlässlich.

b. *Übergeordnete methodische Gesichtspunkte*

betreffen den Ontogenesetypus als Integration von Gestalt- und Hirnsituation und beziehen sich vor allem auf die Frage der Vergleichbarkeit verschiedener Neonaten. Denn um die von den O-Typen durchlaufenen Evolutionsprozesse erfassen zu können, ist eine Gegenüberstellung der Neonaten evoluierter mit jenen primitiverer Formen notwendig, welche als

Modelle möglicher Vorfahren angesprochen werden können. Ich vergleiche dabei *Eutheria*, welche sich durch ähnliche relative Hirnentwicklungsgeschwindigkeit auszeichnen, das sind Formen, deren Lidlösung sich bei übereinstimmender Gestaltorganisation vollzieht. Tabelle 4 gibt in den Vertikalreihen eine vorläufige Übersicht von Beispielen. Bei Beurteilung der Zeitverhältnisse vergleiche ich Säuger, die ausserdem einen ähnlichen Adult-TI aufweisen (in Tabelle 4 punktiert umrandet).

TABELLE 4

Vergleichbare Formen nach TI und Verhältnis der Differenzierungsgeschwindigkeiten

		Rasche Hirnentwicklung	Intermediäre Verhältnisse	Intermediäre Verhältnisse	Langsame Hirnentwicklung
I is 10	NESTHOCKER	*Tupaia glis* 9,86		*Mesocricetus auratus* 5,39 *Rattus* 5,5	*Mus musculus* 3,85 *Myotis myotis* 3,84
	Primitive NESTFLÜCHTER	*Lepus europaeus* 10,4		*Cavia cobaya* 6	*Acomys cahirinus*
I m 20	Evoluierte NESTFLÜCHTER	*Nasua rufa* 22,9 *Callithrix jacchus* 21,4	*Felis domestica* 19,5 *Canis familiaris*		
I 0/70		*Cebus capucinus* 68,1 *Gorilla gorilla* 66,1 *Pongo pygmaeus* 70,3			

1. TEIL

ZUR EVOLUTION DER GEBURTSGESTALT: GESTALTSTADIEN DER EUTHERIA

INHALT

Die Kenntnis der von den *Eutheria* bei Geburt realisierten Gestaltstadien ist notwendig, um das stammesgeschichtliche Fortschreiten von primitivsten Nesthockern bis zu noch niedrig cerebralisierten Nestflüchtern zu verfolgen. Eine möglichst umfassende Übersicht zur Gestaltsituation der Neonati verschiedener systematischer Gruppen wird im 4. Teil darzustellen versucht. Für die Interpretation der bei den *Eutheria* realisierten Geburtsgestalten und für eine Rekonstruktion ihrer Phylogenese gibt eine Konfrontation mit den weit primitiveren Geburtsverhältnissen bei *Marsupialia* und *Monotremata* wichtige Anhaltspunkte (Müller, 1969 *a*).

I. Stadium VF; zur Hypothese eines Geburtsstadiums von Eutheria-Vorfahren

Mit Stadium VF bezeichne ich jenes Ontogenese-Stadium der *Eutheria*, bei welchem der Lidverschluss eben entstanden ist. Ich habe die Bezeichnung VF = Vorfahrenstadium bereits früher eingeführt im Zusammenhang mit der im folgenden nun ausführlich zu begründenden Hypothese von einem gestaltlich und phylogenetisch frühesten Geburtsstadium der *Eutheria* beziehungsweise ihrer Vorfahren.

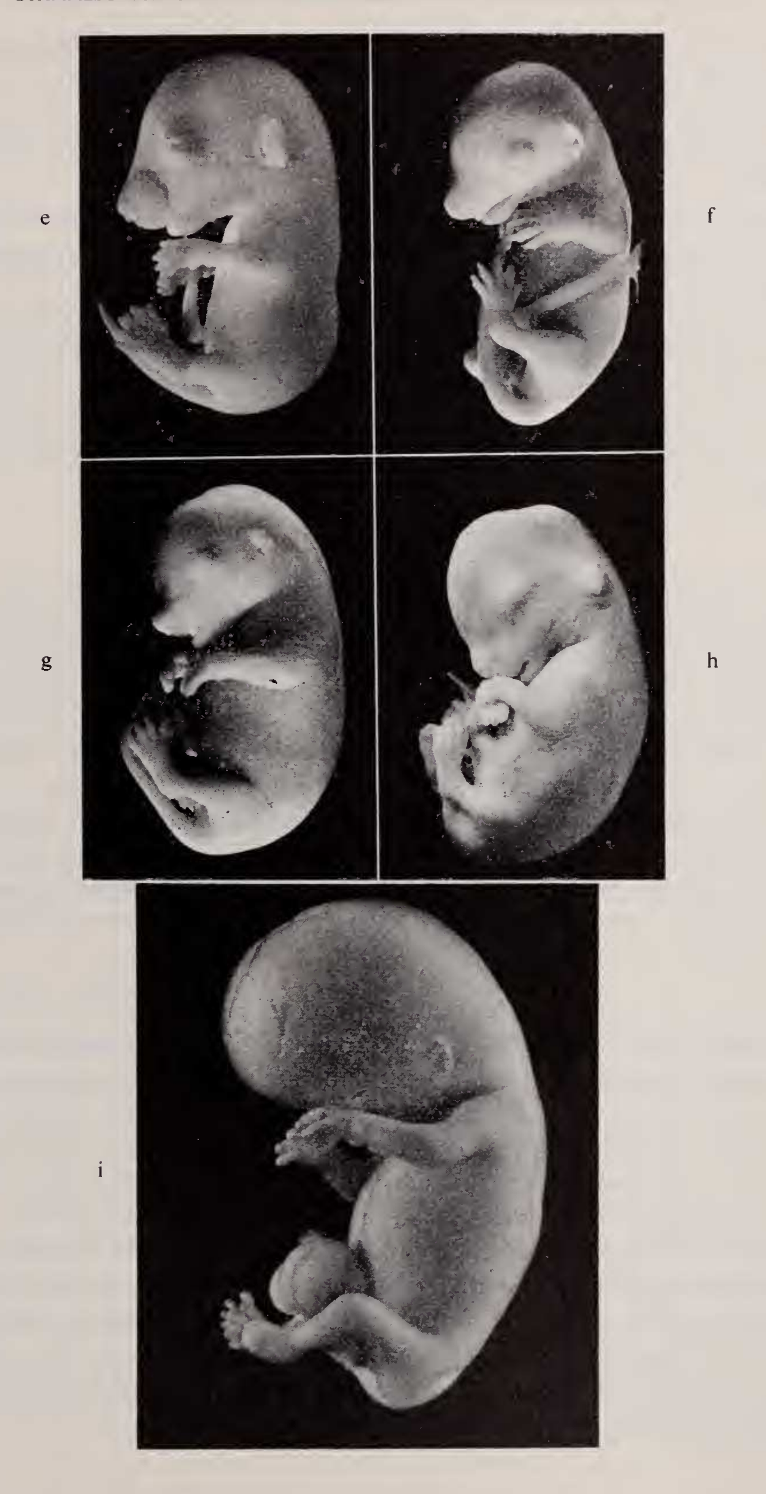
Damit ist meine Ansicht darüber bereits angedeutet, dass unsere rezenten *Eutheria*-Nesthocker in den wenigsten Fällen noch primäre, das heisst dem Ursprung der ersten viviparen Säuger nahestehende Geburtsverhältnisse realisieren dürften. Dies ergibt sich vor allem aus dem Vergleich ihrer Neonaten mit jenen der *Marsupialia*. Bei den Beutlern werden viel dürftiger organisierte Ontogenese-Stadien nach viel kürzerer Tragzeit geboren. Dazu tritt die Beobachtung, dass bei den *Eutheria* die Lidverwachsung und die übrigen transitorischen Verschlüsse im Verhältnis zum rezent realisierten Geburtszeitpunkt viel zu früh auftreten und vor allem die Feststellung, dass bis zur Bildung des Lidverschlusses in allen *Eutheria*-Gruppen ein in Grösse und Gesamtorganisation weithin übereinstimmendes Entwicklungsstadium verwirklicht wird; es überschreitet die Geburtsorganisation der *Marsupialia* und kann deshalb als auf früheren phylogenetischen Stufen extrauterin lebensfähig betrachtet werden. Über stammesgeschichtlich früheste, vor den Geburtsverhältnissen der primitivsten rezenten *Eutheria* liegende Anfänge geben uns sodann die oviparen *Monotremata* und die Schlüpfstadien der Vögel Aufschluss, da wir uns die phylogenetische Veränderung der *Eutheria*- und *Marsupialia*-O-Typen wohl analog jener der Vögel vorzustellen

haben (MÜLLER, 1969 *a*). Von noch reptilnahen oviparen Nestflüchtern mit langen führte der Weg zu oviparen Formen mit kurzen Brutzeiten und gestaltlich immer dürftiger organisierten Nesthockern etwa von der Art der *Marsupialia*-Neonaten. Für den Anschluss primitivster viviparer an ovipare Nesthocker ergibt ein Vergleich rezenter Brut- und Tragdauern Start-Tragzeiten von 10/12 Tagen. Die immer wieder erwähnte Ähnlichkeit der *Eutheria*-Ontogenesen mit jenen der *Marsupialia* wird im weiteren durch vergleichbare Geschwindigkeitsverhältnisse auffallend. Bei den Beutlern wird sofort nach Geburt die Entwicklung mehr oder



ABB. 1.

Lidverschluss (VF)-Stadien der *Eutheria.*
a : Talpa europaea (Neonatus, VF leicht überschritten, 33 mm); *b : Erinaceus europaeus* 16/18 ET (23 mm); *c : Mesocricetus auratus* 13¼ ET (16 mm); *d : Cavia cobaya* 23 ET (26 mm); *e : Acomys cahirinus* 23½ ET (17 mm); *f : Tupaia javanica* (24 mm); *g : Sciurus vulgaris* (23 mm); *h : Lepus europaeus* (24 mm); *i : Homo sapiens* 33 mm (Nr. 42 *b*, Anatomie Basel). *Homo sapiens* ausgenommen, sind alle Feten auf gleiche Länge gebracht. Einige der VF-Stadien zeigen eben geschlossene Lider; im Falle der übrigen: *b*, *d*, *e*, *g*, *i* findet sich noch eine kleinste zentrale Öffnung in der fast vollendeten Verwachsungsnaht. Die Ohrmuschel ist meist nach rostral umgelegt und mit der Kopfhaut verwachsen.


e
f
g
h
i

weniger verlangsamt; auch bei den *Eutheria* kann in VF, dem Zeitpunkt der hypothetisch angenommenen Vorfahrengeburt, eine Geschwindigkeitsänderung stattfinden. Sie ist indessen bei den rasch sich entwickelnden primitiven Formen nicht so ausgeprägt (Wir werden im 2. Teil auf diese Zeitverhältnisse ausführlich eingehen).

Bei der näheren Begründung der Hypothese von einem Geburtsstadium von *Eutheria*-Vorfahren haben wir somit einen zeitlichen sowie einen gestaltlichen Aspekt der Ontogenesen zu prüfen.

Abbildung 1 gibt einen Teil der bearbeiteten VF-Stadien wieder. Die Übereinstimmung im Habitus ist eine auffallende: ausser durch Lid- und Ohrverschluss sind die Feten charakterisiert durch einen mehr oder weniger rechtwinklig vom Rumpf abstehenden Kopf (*g*, *h* sind nicht optimal fixiert), durch getrennte Finger und Zehen und durch am Oberkiefer in Erscheinung tretende Vibrissen-Anlagen.

1. *Zum zeitlichen Aspekt von Stadium VF*

Die Begründung der Hypothese von Stadium VF als einem phylogenetisch frühen Geburtsstadium von *Proto-Eutheria* ist ohne Berücksichtigung der Ontogenese-Zeitpläne unvollständig. Obwohl Fragen der Entwicklungszeit und -geschwindigkeit im Teil 2 ausführlich zur Sprache kommen, muss ich deshalb für VF einige Aussagen kurz vorwegnehmen.

Wir gliedern in Tabelle 5 die vorgeburtliche Zeit von *Mesocricetus auratus*, *Mus musculus*, *Rattus norvegicus*, *Erinaceus europaeus* und *Oryctolagus cuniculus* in drei Perioden. Die erste umfasst die Entwicklungsdauer bis zur beginnenden Entodermbildung; der zweite Entwicklungsabschnitt ist dann abgeschlossen, wenn der Lidverschluss realisiert ist; Periode 3 dauert bis Eu-NH, dem Geburtsstadium und -zeitpunkt von *Mesocricetus*, *Rattus* und *Erinaceus*. Wir lesen für die Fälle 1—4:

— Periode 1 ist veränderbar. Vielleicht hängt die stark verkürzte Entwicklungszeit bei *Mesocricetus auratus* mit dem Vorkommen von ungewöhnlich viel Dottermaterial zusammen. Es sei daran erinnert, dass zeitliche Übereinstimmung mit der Entwicklung der ebenfalls sehr dotterreichen *Didelphis*-Eizelle *(Marsupialia)* vorliegt (Graves, 1945). Möglicherweise ist eine gewisse Dotterreserve zum Erreichen einer maximalen Geschwindigkeit so lange notwendig, bis die Implantation des Keimes andere Nahrungsreserven erschliesst.

— Auch Periode 3 ist veränderbar, obwohl der zu realisierende Gestaltfortschritt derselbe ist. Besonders auffällig ist die Ausdehnung dieses Entwicklungsabschnittes bei *Erinaceus europaeus*. Dieser Geschwindigkeitsumschlag zu einer Verlangsamung der Differenzierungsprozesse erinnert an die Verhältnisse bei den Beutlern, wo bei allen Formen eine sehr auffallende postnatale Retardierung der Entwicklungsprozesse zu beobachten ist.

TABELLE 5

Zeitliche Aspekte des Stadiums VF

	Periode 1	Periode 2	Stadium VF	Periode 3	Stadium EU-NH
1 *Mesocricetus auratus*	4	9¼	13¼	2¾	16
2 *Mus musculus*	4½	10	14½	<4½	<19
3 *Rattus norvegicus*	6	11½	17½	3½	21
4 *Erinaceus europaeus*	6	11	17	17	34
5 *Oryctalogus cuniculus*	4½	14½ 16½	19 21	6	25

Autorenhinweise :

Periode 1: Entwicklungsdauer bis zur Entodermbildung:
Wert für 1 n. GRAVES (1945), für 2 n. WITSCHI (1962), n. WESSEL (1967) dauert diese Periode fast 5 Tage, für 3 n. SELENKA (zit. n. SCOTT, 1937), n. GRAVES (1945) 5½ Tage dauernd, für 5 n. SEIDEL (1960) Wert für 4 = n. OESCHGER (in Vorber.) ermittelte Implantationszeit.

Die übrigen Zeitangaben entnahm ich:
Für 1 BOYER (1953), für 2 OTIS und BRENT (1954), WITSCHI (1962), für 3 HENNEBERG (1937), MARTIN (1963), WITSCHI (1962), für 5 MINOT und *al.* (1905), WATERMAN (1943).

— Periode 2 hingegen zeichnet sich durch ziemlich übereinstimmende Dauer aus; sie scheint eine gewisse durch erbliche Konstanz ausgezeichnete Wichtigkeit zu haben, findet sie sich doch auch bei einer Reihe höher evoluierter Formen lediglich um einen bestimmten Faktor multipliziert wieder; er beträgt etwa 1½ bei *Oryctolagus*, etwa 2 bei *Cavia cobaya*. Teil 2 und 3 werden weitere Beispiele aufführen.

Die vorgelegten Zeitpläne zeigen 1. dass VF einen wichtigen Umschlagspunkt darstellt, indem nach Periode 2 eine Retardierung der Entwicklungsprozesse auftreten kann, wie sie bei Beutlern *(Didelphis virginiana)* zu beobachten ist. 2. Die Zeitdauer zur Erreichung von VF ist den bei primitiven *Marsupialia* gefundenen Tragdauern ähnlich, wo sich kürzeste Tragzeiten von 11 und 12¾ Tagen finden. Da unser Stadium VF gestaltlich etwas weiter entwickelt ist als die Beutler-Neonaten, können die leicht höheren Werte trotzdem als Start-Tragzeiten von *Proto-Eutheria* interpretiert werden. Für einen Vergleich mit den *Marsupialia* liegt in *Mesocricetus auratus* ein denkbar günstiger Fall vor, da er mit *Didelphis virginiana* übereinstimmende Entwicklungsgeschwindigkeit aufweist (MÜLLER, 1967). *Mesocricetus* erreicht VF mit 13¼ ET, *Didelphis* wird nach 12¾ Tagen geboren. *Mus musculus* braucht zur Realisierung von VF 14½, *Rattus norvegicus*

17½ Tage. Auch diese Werte dürften den Tragdauern der Neonaten primitiver *Eutheria*-Vorfahren noch recht nahe sein.

2. *Die transitorischen Verschlüsse*

Der Hypothese von einem gegenüber den Neonaten rezenter *Eutheria* dürftiger organisierten und früher zur Welt kommenden Geburtsstadium von *Proto-Eutheria* liegen vor allem Beobachtungen über jene transitorischen Verschlüsse zugrunde, welche geburtsvorbereitenden Charakter haben. Es gehören zu ihnen die Lippenverwachsung sowie Lid- und Ohrverschluss, Bildungen, die nur bei den *Mammalia* vorkommen. Im Kehlkopf und in der Nase finden sich transitorische Verwachsungen, die *Eutheria* und *Sauropsida* gemeinsam sind. Die Öffnung der Epithelplatte im Larynx der *Eutheria* scheint eine deutliche Beziehung zu einer phylogenetisch früheren Geburt anzuzeigen; dem Nasenpfropf dürfte eine direkte Relation zum Säuger-Ontogenese-Typus kaum zuzusprechen sein.

a. *Der Nasenverschluss*

Seine Entstehung erfolgt im Anschluss an die Verwachsung der Riechrinne und steht damit in Zusammenhang mit der Genese des primären Gaumens. Bei den *Sauropsida* wird n. Glücksmann (1934) die Rinne so verlegt, dass eine Verbindung zwischen Nasen- und Mundraum offenbleibt (primäre Choane); bei den *Eutheria* hingegen ist die Verwachsung eine vollständige, und es wird auf diese Weise die Stelle der künftigen Choane durch eine Membrana bucconasalis verschlossen. In beiden Gruppen bildet sich anschliessend vom Verschlussepithel aus der Nasenpfropf, der die äusseren Nasenöffnungen vorübergehend verstopft. Den der Reptilschicht noch nahestehenden *Marsupialia* fehlt diese Verwachsung. Tabelle 6 fasst die Fakten kurz zusammen.

Tabelle 6

Genese des primären Gaumens und Entstehung des Nasenpfropfs

Sauropsida	Marsupialia	Eutheria
Mittlerer Abschnitt der Riechrinne wird verschlossen	Mittlerer Abschnitt der Riechrinne wird verschlossen	Mittlerer und caudaler Abschnitt der Riechrinne wird verschlossen
Vom Verschlussgewebe aus entsteht Nasenpfropf	Es wird kein Nasenpfropf gebildet	Vom Verschlussgewebe aus entsteht Nasenpfropf
Primäre Choane offen	Primäre Choane offen	Primäre Choane anfänglich geschlossen durch die Membrana bucconasalis

PETER (1906) hat nun seinerzeit die Auffassung geäussert, der Nasenverschluss müsse die Luftwege vor eindringendem Fruchtwasser schützen. Wenn das richtig wäre, müsste auch bei den *Marsupialia* der Pfropf ausgebildet und unmittelbar vor Geburt wieder abgebaut werden. Bei den *Eutheria* stellen wir fest, dass der Verschluss irgendeinmal während der Ontogenese zurückgebildet wird, damit die Luftwege bei Geburt zugänglich sind. Der Abbau kann dabei je später geschehen, je länger der intrauterine Aufenthalt geworden ist. Bei *Sus scrofa*, *Bos taurus*, *Pan troglodytes*, *Macaca mulatta* u.a. geschieht seine Entfernung nach dem Erreichen der Gestaltorganisation Eu-NH. Eine funktionelle Bedeutung scheint nicht vorzuliegen. Schon WEBER (1949) hat deshalb die Ansicht von PETER (1906) kritisiert.

So lässt sich sagen: die Entstehung des Nasenpfropfes im Zusammenhang mit der Bildung des primären Gaumens, sein Vorkommen bei den *Sauropsida* und sein Fehlen bei den *Marsupialia* sprechen gegen eine direkte Zuordnung dieses transitorischen Verschlusses zum O-Typus der *Mammalia*.

b. *Die transitorische Kehlkopfverklebung*

Eine wenig beachtete und bisher vor allem an menschlichen Feten studierte transitorische Verwachsung findet sich im Kehlkopf der *Eutheria*. Sie wird von KALLIUS (1897) mit jener der Augenlider verglichen, obwohl er eingesteht, dass ihm ihre Bedeutung nicht klar sei. Eine funktionelle Beziehung scheint ihm deshalb nicht vorzuliegen, weil beim Menschen, den er untersucht, der Verschluss der sogenannten sagittalen Spalte kein vollständiger sei KALLIUS stellt für alle bearbeiteten Stadien (28/29 ET, 40/42 ET, 10 Wo) fest, dass zwischen Rachen und Trachea eine Verbindung offen bleibe. FEIN (1904) kann diese Beobachtung nicht bestätigen und beschreibt für tierische und menschliche Embryonen eine die Sagittalspalte vollständig schliessende Verklebung. Er vermutet einen physiologisch bedeutungsvollen Sachverhalt, distanziert sich jedoch von einer definitiven Stellungnahme. Möglicherweise ergibt sich eine Deutung wenigstens der Lösungssituation in unserm Zusammenhang mit der Hypothese von einer stammesgeschichtlich früheren Geburt in VF.

Es handelt sich bei der in der Ontogenese früh zu beobachtenden Erscheinung um einen Verschluss der zwischen den Arywülsten liegenden sagittalen Spalte (Abb. 2 *a*). Durch ihn wird der Zugang zur kurz vorher vom Ösophagus abgegliederten Trachea zeitweilig blockiert. Caudal der Epiglottis bleibt die sogenannte transversale Spalte offen; über sie kann bei Lösung der Verklebung in Zone 2 und 4 (Abb. 2 *b*) die Verbindung zwischen Pharynx und Trachea wieder aufgenommen werden (Tab. 7). In andern Fällen scheint der Durchbruch zum Pharynx im Bereich 1 und direkt über die sagittale Spalte zu erfolgen.

Die Lösung geschieht ähnlich wie bei *Reptilia* und *Aves* (n. EIGENMANN, 1962): es treten zuerst kleine Dehiszenzen auf, die sich allmählich zu ausgedehnten

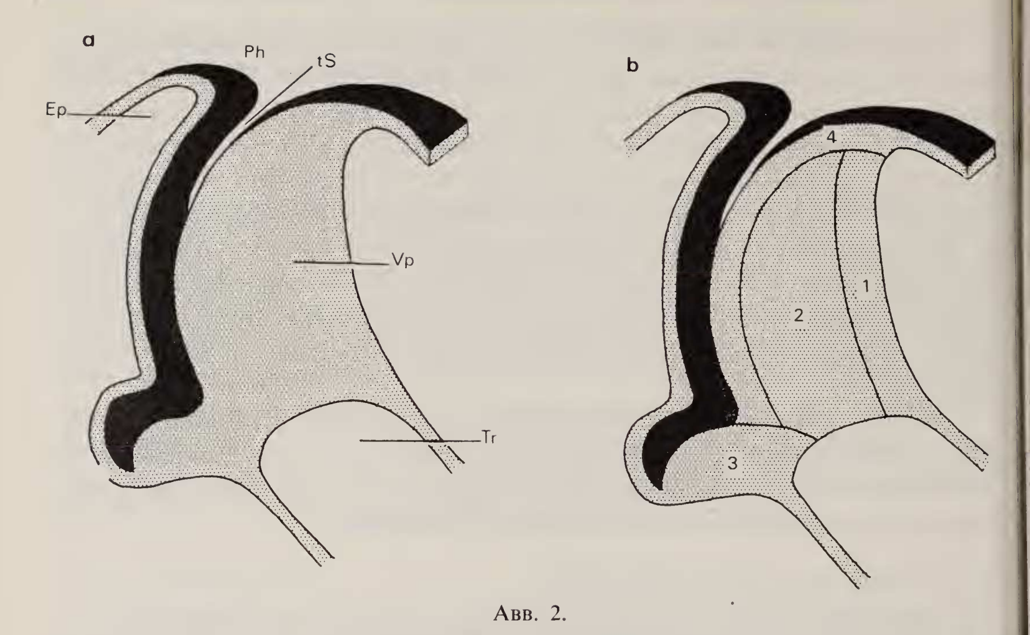


Abb. 2.

Verwachsungsplatte des Kehlkopfs.
a: Bei *Mus musculus* von 9 mm SST und n. OTIS (1954) 12½/13 ET liegt die Verwachsung intakt vor. Sie besteht aus einer flachen Epithelplatte (Vp), die zwischen den Arytenoiden liegt und die sagittale Kehlkopfspalte vorübergehend schliesst. Die transversale, caudal der Epiglottis (Ep) liegende Spalte (tS) wird von der Verwachsung nicht betroffen. Der Pharynx-(Ph) wird vom Trachearaum (Tr) getrennt. *b:* Zonen der Epithelplatte: 1 caudale, 2 mediale, 3 ventrale Zone, 4 Randzone.

Spalträumen vereinigen. Am frühesten wird die caudale Zone von der Trachea her geöffnet. Nur wenig später erfolgt bei den in Tabelle 7 aufgeführten *Eutheria* die Lösung des medialen Bereichs, der grossteils die Zone der Arytenoide umfasst. Am längsten bleiben das dorsale Randgebiet und die ventrale Verklebung erhalten. Die Öffnung scheint sich innerhalb einer kurzen Zeitspanne abzuspielen: Bei *Acomys cahirinus* zum Beispiel ist die sagittale Spalte bei Stadien von 21½ ET noch vollständig geschlossen; bei Feten von 23½ ET ist ihre nahezu vollzogene Öffnung festzustellen (Abb. 4 *a*). Abb. 3 dokumentiert die in einem der Lidverschluss-Stadien von *Mesocricetus auratus* vorliegende Situation; für weitere *Eutheria*-VF-Stadien finden sich Angaben mit Hinweisen auf die Sukzession verschiedener Lösungsbereiche in Tabelle 7. Eine Verbindung zwischen Trachea und Pharynx besteht bei *Cavia cobaya* (Abb. 4 *d*), *Talpa europaea*, *Tenrec ecaudatus*, *Felis domestica*, *Bos taurus* und *Homo sapiens* (Abb. 4 *b*). Die Eröffnung der sagittalen Spalte in VF oder kurz nachher könnte als weiteres Indiz dafür sprechen, dass Stadium VF zu extrauterinem Leben mit der Notwendigkeit einer Luftatmung fähig war. Auch in Fällen mit stark verlängerter Tragzeit wie *Cavia cobaya*, *Felis domestica* und vorab *Homo sapiens* findet keine Verspätung der Öffnung statt.

TABELLE 7

Zustand der Kehlkopfverwachsung in Stadium VF

	Verbindung zum Pharynx	Caudale Zone	Mediale Zone	Rand-Zone	Ventrale Zone
Mus musculus 14½ ET, 3 Fälle	Fast offen	1	2	3	3
Mesocricetus auratus 13¾ ET, 6 Fälle	Fehlt noch	1	2	3	3
Rattus norvegicus 17½ ET, 4 Fälle	Fehlt noch	1	2	3	3
Acomys cahirinus 23½ ET, 3 Fälle	Durchbruch zur Transversalspalte fast vollzogen	1	2	3	3
Cavia cobaya 32 ET, 5 Fälle	Offen				3
Lepus europaeus 1 Fall	Fehlt noch	1			
Erinaceus europaeus 17½ ET, 1 Fall	Fehlt noch	1			
Talpa europaea 22 mm, 2 Fälle	Durchbruch zur Transversalspalte			3	3
Tenrec ecaudatus 22½ mm, 1 Fall	Durchbruch zur Transversalspalte				
Myotis myotis leicht nach Lidverschluss, 1 Fall	Durchbruch zur Transversalspalte				
Felis domestica 42 mm, 1 Fall	Durchbruch zur Transversalspalte				
Bos taurus 61 mm, 1 Fall	Durchbruch zur Transversalspalte			3	3
Microcebus murinus 15 mm, 1 Fall	Fehlt noch		1		
Tarsius spectrum leicht vor VF	Vorhanden				
Nycticebus coucang leicht nach VF	Vorhanden			3	
Callithrix jacchus leicht nach VF	Vorhanden				
Homo sapiens 33 mm	Vorhanden	1	2	2	3

Die Bezeichnung der Sukzession geschieht nicht nach dem Auftreten einzelner Dehiszenzen, sondern nach wirklich schon freien Stellen. Bei Einzelstadien von fortgeschrittenem Entwicklungszustand wird die noch stehengebliebene Region mit 3 bezeichnet, bei solchen von erst geringfügiger Öffnung die eben sich öffnende Stelle mit 1.

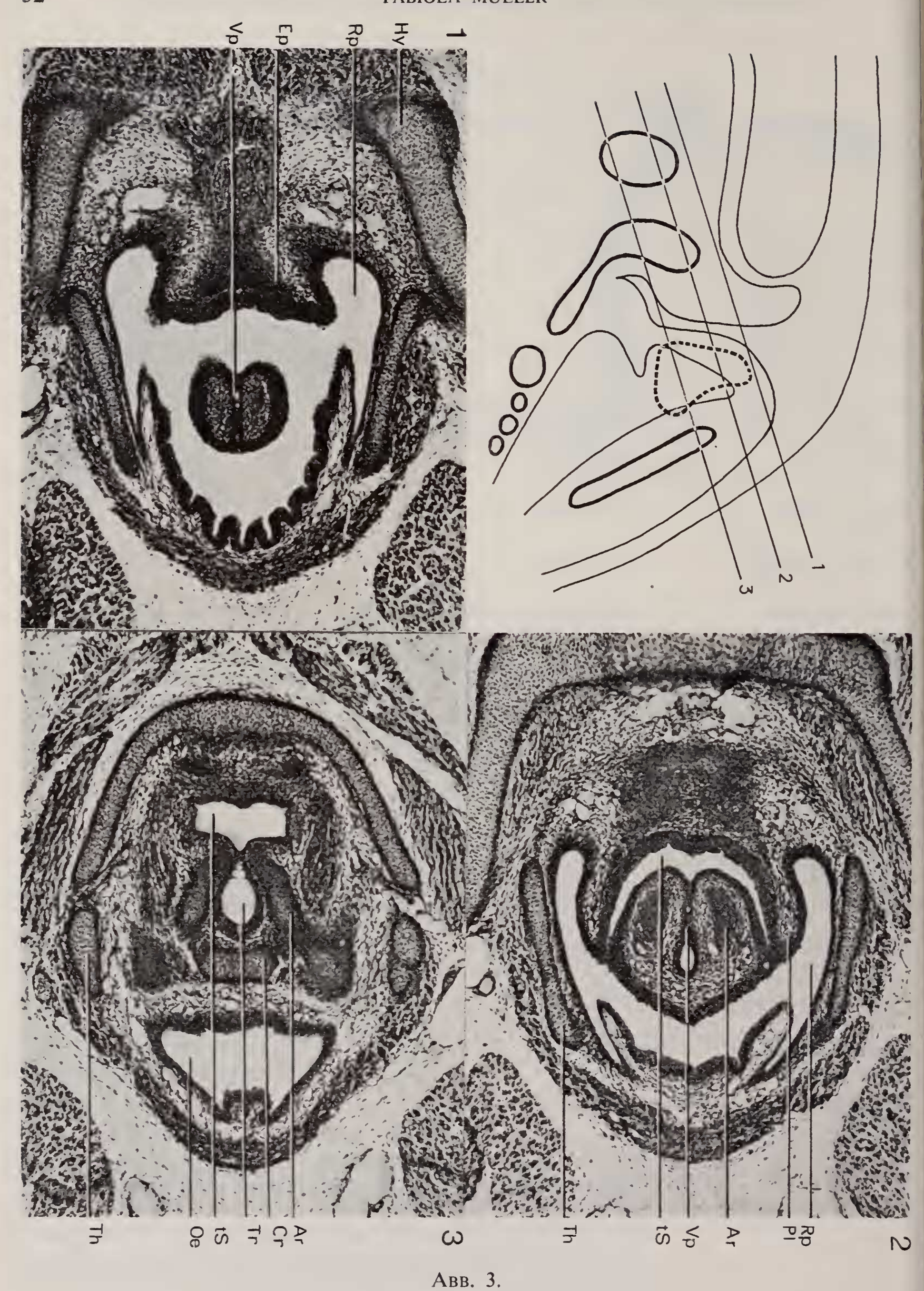


ABB. 3.

Kehlkopfverwachsung der *Eutheria*: *Mesocricetus auratus* 13¼ ET. 1—3 sind Horizontalschnitte in der im Schema angegebenen Richtung. Die Verwachsungsplatte zeigt deutliche Dehiszenzen. Ar: Anlage der Cartilago arytenoidea, Cr: der Cart. cricoidea, Ep: Epiglottis, Hy: Hyoid, Oe: Oesophagus, Pl: Plica aryepiglottica, Rp: Recessus piriformis, Th: Cart. thyroidea, Tr: Trachea, tS: transversale Spalte, Vp: Verwachsungsplatte.

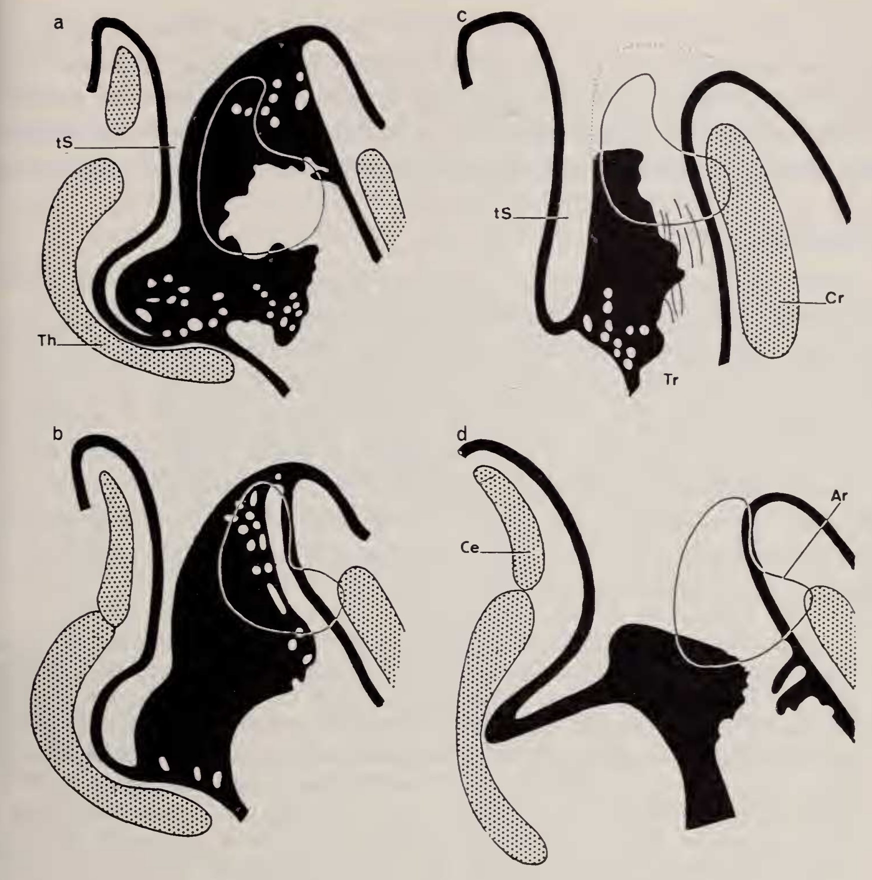


Abb. 4.

Zustand der Larynxverklebung bei Lidverschluss.
Fortgeschrittene Lösung bei *Acomys cahirinus* (*a*), dorsad vorstossender Öffnungsbereich bei *Rattus norvegicus* (*b*), bereits erfolgter Durchbruch bei *Homo sapiens* von 33 mm (*c*) und bei Cavia cobaya (*d*).
Der seitlich liegende Aryknorpel ist wie im Schema der Abbildung 3 in den medialen Sagittalschnitt projiziert.

Verstärkt wird dieser Indizcharakter durch den Umstand, dass Zuordnung des Öffnungszeitpunktes und Gesamtsituation in den drei Säugergruppen je verschieden ist und dass also weniger die Korrelation zu bestimmten Differenzierungsprozessen als die Ausrichtung auf je frühere oder spätere Geburt der Stammformen eine Rolle spielen dürfte. Relativ früh verschwindet die Verklebung bei *Tachyglossus aculeatus*, wo nach Goeppert (1897) bei den praenatalen Stadien 42/44 medial verwachsene Arywülste vorhanden sind und in den für den Schlüpfzustand repräsentativen Schnittbildern des Stadiums 46 die sagittale Spalte vollständig eröffnet erscheint. Der Gesamtzustand beim Schlüpfen ist dürftiger als jener der VF-Stadien (Müller, 1969 *a*).

Die *Marsupialia*-Neonaten sind ähnlich primitiv organisiert wie jene de *Monotremata*. Auch hier ist die Glottisspalte offen. Letzte Anzeichen eine stattgehabten Verklebung konnte ich nicht erkennen. Belege für eine praenata verschlossene sagittale Spalte fand ich auch in der Literatur noch nicht; selbst be McCrady (1938) findet die immerhin auffallende Erscheinung keine Erwähnung

c. *Die Lippenverwachsung*

Unter Lippenverwachsung ist die bei allen Beutlern und bei einer Anzah von *Eutheria* auftretende aus Integumentmaterial bestehende Verbindung zwischen Ober- und Unterlippe zu verstehen. Sie wird im Verlaufe der Ontogenese wieder abgebaut und steht bei den rezenten Formen meist nicht mehr in Beziehung zur Wangenbildung. Eine zur Entstehung von Wangen führende Verwachsung beschreibt Starck (1940) für *Manis javanica*. Aus seinen Angaben geht hervor, dass die Epithelbrücke ausser den Wangen während der frühen Ontogenese auch die Lippen verbindet; es bleibt aber im Unterschied zu der unten besprochenen Lippenverwachsung nach der Lösung im rostralen Bezirk die Verbindung im Wangenbereich während längerer Zeit vorhanden.

Das von Starck (1940) beschriebene *Manis*-Stadium von 52 mm SST weist eine lediglich rostral etwas gelöste Epithelverbindung zwischen Ober- und Unterlippe auf. Ein Stadium von 55 mm SST zeigt noch immer ein fast völlig intaktes Verwachsungsgewebe, obwohl nach weiteren Angaben von Starck (1941) *M. javanica* Eu-NH erreicht hat (das sekundäre Kiefergelenk ist vorhanden, Ossifikation in Ala temporalis, im Supra- und Basioccipitale und im Basisphenoid aufgetreten). Damit liegt eine Organisation vor, bei welcher andere *Eutheria* die Lippenverwachsung in Trennung zeigen. Starck äussert die Ansicht, der bei diesem *Manis*-Stadium vorhandene epitheliale Verschluss stelle die Vorstufe definitiver Wangen dar. Nach Angaben von Tims (1907) scheint es eher, dass die recht ausgedehnte Verwachsung nicht ersetzt wird, sondern als solche bestehenbleibe; sie ist nämlich noch völlig intakt bei einem Jungen von 61 mm Kopflänge. Nach Lang (1956) misst der Kopf eines Neonaten von *M. temminckii* 45 mm. Es dürfte sich bei dem von Tims erwähnten Fall also um ein postnatales Stadium handeln. Damit könnte eventuell nicht allein eine noch ontogenetische, sondern eine phylogenetische Vorstufe definitiver Wangen vorliegen und dieses rezente Beispiel eindrücklich dokumentieren, dass der Verwachsung während der frühen Stammesgeschichte der *Mammalia* zwei Funktionen zukamen: Neben der Schonung des in Entstehung befindlichen sekundären Kiefergelenks ausserdem die erste Verengung der noch reptilähnlichen grossen Mundspalte und die Beteiligung an der Entstehung von Wangen.

Meine Angaben zur Lippenverwachsung der *Eutheria* stützen sich zum Teil auf eigene Materialstudien, zum Teil auf Literaturangaben. Ausser den mehr zufällig gegebenen Hinweisen verschiedener Autoren existiert eine Arbeit von Wachnitz (1937), welche die Situation bei *Bos taurus* und *Ovis aries* kurz umreisst; zu jener von *Cervus capreolus* und *Sus scrofa* finden sich Angaben bei Sakurai (1906); übersichtsmässig orientiert Bolk (1911).

Die Verwachsung erfolgt etwas vor dem Lid- und Ohrverschluss zu dem Zeitpunkt, da der sekundäre Gaumen entstanden und das Malleus-Incus-Gelenk (aber noch ohne Gelenkspalte) ausgebildet ist, die Genese des sekundären Kierfergelenks jedoch noch aussteht. Tabelle 10 belegt ihr Vorkommen für *Mus musculus*, *Erinaceus europaeus*, *Talpa europaea*, *Tenrec ecaudatus*, *Sciurus vulgaris*, *Lepus europaeus*, *Felis domestica*. Bei höheren Säugern existiert ausser bei *Sus scrofa*, *Ovis aries* und *Bos taurus* eine derartige Bildung auch bei *Equus caballus*.

Die Verbindung von Ober- und Unterlippe ist bei den untersuchten *Eutheria* in Stadium VF also vorhanden. Die Bedeutung dieses Umstandes erkennen wir, wenn wir die Geburtssituation der Beutler betrachten. Hier entsteht die Lippenverwachsung unmittelbar vor Geburt, sodass beim Neonaten gegenüber dem Uterusjungen mit n. OWEN (i. LECHE, 1889) noch weit geöffnetem Mund jetzt lediglich noch eine kreisförmige Öffnung vorhanden bleibt (Abb. 5). Der zur Welt kommende Beutler ist eben noch imstande, mit seinen Lippen die mütterliche Zitze zu umfassen (Abb. 6 *a*). Ein Schliessen des Mundes, d.h. eine Kieferbewegung, ist nach den Beobachtungen von HENSEL (1887 zit. n. LECHE, 1889) an *Didelphis* nicht möglich. Die Verhältnisse dieser primitiven Säugergruppe scheinen erkennen zu lassen, dass die Lippenverwachsung jene Ruheperiode zu garantieren imstande ist, die für die postnatal einsetzende Genese des SKG notwendig wird (MÜLLER, 1968 *a*). Es liegt nun beim Vergleich der VF-Stadien der *Eutheria* mit den *Marsupialia*-Neonaten die Vermutung nahe, es sei die

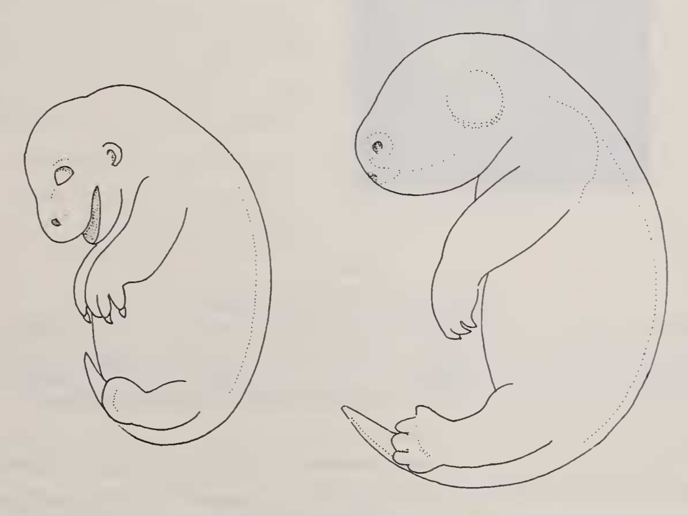


ABB. 5.

Lippenverschluss der *Marsupialia*: *Didelphis virginiana*.
Am 12. ET zeichnet sich *Didelphis virginiana* durch eine noch weite Mundspalte aus. Einen Tag später wird der Keim mit so stark verwachsenen Lippen geboren, dass nur eine kleine endständige Öffnung zur Aufnahme der Zitze von ihr übrigbleibt (n. McCRADY, 1938).

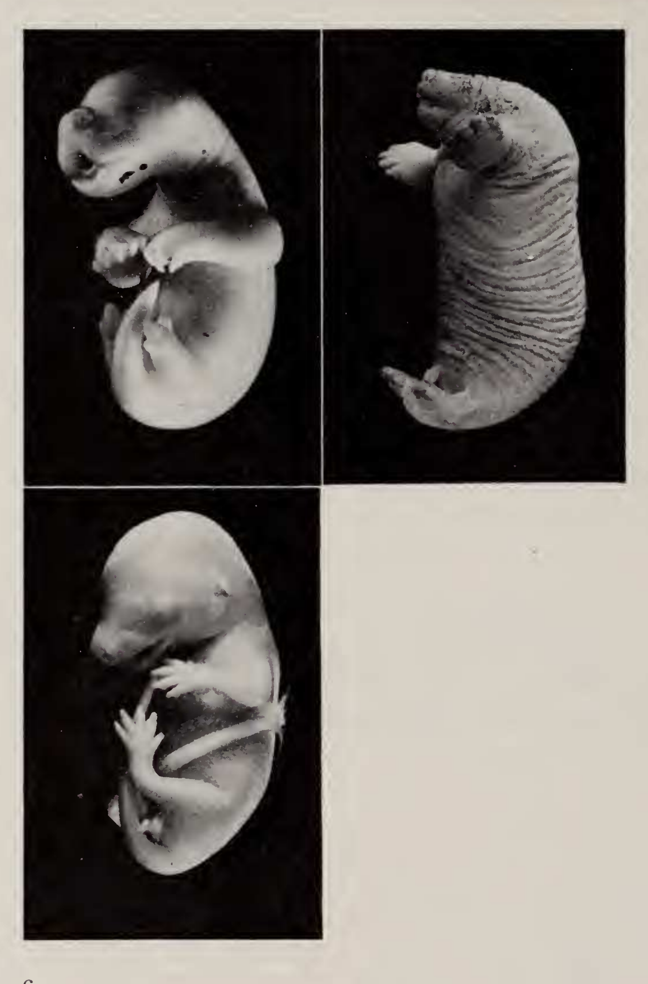


ABB. 6.

Lippenverwachsung der *Eutheria*.
Die Lippenverwachsung der *Eutheria* (*b*, *Talpa europaea*) entsteht auf einem etwas fortgeschritteneren Embryonalstadium als jene der *Marsupialia* (*a Macropus rufus*). Die so entstehende kleine Mundöffnung hebt sich auffällig von der Mundspalte des VF-Stadiums von *Tupaia javanica* (*c*) ab, welcher ein transitorischer Lippenverschluss fehlt.

Bildung auch hier auf ein stammesgeschichtlich früheres Geburtsstadium hingeordnet gewesen und auf einen Geburtszeitpunkt, der kurz nach seiner Entstehung erfolgt sein konnte. Ähnlich wie dies bei den neugeborenen Beutlern heute noch der Fall ist, hätte auch bei derartigen Vorfahren-Neonaten die Verwachsung ein Öffnen und Schliessen des Mundes zur Schonung der sich entwickelnden Kiefergelenke verunmöglicht.

d. *Der Lidverschluss*

Die Lidverwachsung ist unter den transitorischen Bildungen jene, deren funktionelle Bedeutung wohl am deutlichsten zu erkennen ist. Sie muss die noch recht unfertigen Augen beim Wechsel vom feuchten Uterus- ins trockene Aussenmilieu vor dem Austrocknen schützen. Bei Säugern, die mit relativ differenziertem Hirn und Auge, d.h. als Nestflüchter zur Welt kommen, ist ein Verschluss überflüssig geworden. Er scheint n. Angaben von Broman (i. Pütter, 1910) jedoch nur innerhalb der *Sirenia* nicht mehr ausgebildet zu werden. Bei den übrigen, auch den höchst evoluierten *Eutheria*, entsteht er noch immer. Es liegt damit eine Rekapitulation vor, die von Portmann zum erstenmal erkannt und ausgewertet wurde. Was hier dank eines umfassenderen Materials und mancher Literaturangaben neu festgestellt werden kann ist vor allem dies, dass der Verschluss seine ursprüngliche Lage im Ontogeneseplan beibehalten und sich hinsichtlich seines Entwicklungszeitpunktes keiner stammesgeschichtlich je späteren Geburt angepasst hat und deshalb je differenzierteren Ontogenese-Stadien zugeordnet wäre. Das Lidverschluss-Stadium entsteht relativ früh (Tab. 5) und weist, unabhängig von der rezenten Geburtssituation, in verschiedensten systematischen Gruppen eine vergleichbare innere Organisation auf (Tab. 9). Vom Zeitpunkt der Verwachsung bis zum Eintritt der rezenten Geburt verstreichen bei *Mesocricetus auratus* 2¾, bei *Mus musculus* 4½, bei *Erinaceus europaeus* 17 und bei *Felis domestica* 32—34 Tage.

Die Bedeutung der frühen Genese dieser transitorischen Bildung kann auch hier von der *Marsupialia*-Geburtssituation her erkannt werden. Bei *Didelphis virginiana*, *Trichosurus vulpecula*, *Macropus griseus* u.a. entsteht der Verschluss nicht einige Zeit, sondern unmittelbar vor Geburt. Es gibt sogar Beutler *(Marmosa, Dasyurus, Antechinus)*, bei denen er nach der Geburt gebildet wird. Hier wachsen die Lider nämlich erst postnatal so weit über das Auge, dass ihre Ränder zur Ausbildung der epithelialen Lidmauer fähig sind. Bei diesen recht primitiven Formen mit noch fehlendem Lidverschluss wird das Auge bis zu dessen Ausbildung lediglich durch einen peridermalen Überzug vor dem Austrocknen geschützt (Abb. 11 *a*). Es wird daraus ersichtlich, dass die Verwachsung der *Eutheria* unter Umständen nicht nur auf ein frühest, sondern nur auf ein frühes mögliches bei *Eutheria*-Vorfahren realisiertes Neonaten-Stadium hinweist. Vielleicht muss auch für die primitivsten Neonaten von *Proto-Eutheria* die Möglichkeit gesehen werden, dass sie lediglich mit peridermalem Augenschutz zur Welt kamen; ein Lidverschluss in VF könnte dann wohl auf eine sehr frühe, nicht aber auf eine früheste Geburtssituation hinweisen. Doch müssen wir für einen derartigen hypothetischen Neonaten annehmen, dass er einen sekundären Gaumen und eine Epiglottis besass, die beim Laktieren den Luft- vom Milchweg trennen konnte, dass funktionsfähige Lungen und ein ausscheidungsfähiges Exkretionssystem vor-

lagen (S. 46). Ein derartiges Stadium liegt bei *Rattus norvegicus* mit etwa 17 ET vor, der Fetus mit verwachsenen Lider ist 17½ ET alt; es kann ein früherer als der durch Lidverschluss dokumentierte Geburtsstatus hier höchstens einen halben Tag zurückgelegen haben (ohne Berücksichtigung der Lungendifferenzierung).

Die aus Integumentmaterial bestehende Gewebebrücke zwischen Ober- und Unterlid entsteht also ohne Rücksicht auf abgewandelte Geburtsverhältnisse in Stadium VF; beim Menschen bei einer SST-Länge von 30/33 mm, bei *Nycticebus sp.* bei 29 mm, *Semnopithecus maurus* bei 26 mm, *Hylobates gibbon* bei 29 mm. Die Gestaltmerkmale dieser Stadien werden S.41 f besprochen.

e. *Der Ohrverschluss*

Der transitorische Ohrverschluss besteht aus allen jenen Integumentanteilen des Gehörgangs, die bei Entstehung des definitiven Meatuslumens abgestossen werden, sowie aus der Verwachsungszone der Pinna mit der Kopfhaut (Abb. 16) Während n. PORTMANN dem Verschlussgewebe des Meatus die auch dem Lidverschluss zukommende Aufgabe: Schutz vor dem Austrocknen im extrauterinen Milieu zugehört, sehe ich bezüglich der mit der Kopfhaut verwachsenen Ohrmuschel eine zweite Funktion. Es fällt nämlich auf, dass bei den *Marsupialia*-Neonaten sowie bei Stadium VF der Porus acusticus externus von der Pinna noch nicht völlig überwachsen ist. Zu einem Zeitpunkt also, wo der Wechsel vom feuchten Uterus ins trockene Aussenmilieu den Schutz des noch in Entwicklung befindlichen Ohres am notwendigsten macht, ist die dafür ebenfalls verantwortlich gesehene Ohrmuschel zu einer Schutzfunktion noch nicht imstande. Ich neige deshalb zur Ansicht, dass die embryonale Wuchsform der Pinna nicht allein dem Schutz des ohnehin geschlossenen Meatus acusticus zugeordnet ist, sondern dass durch das rostrale Umbiegen und die Verwachsung mit der Kopfhaut eine walzenförmige Gestalt geschaffen wird, die für stammesgeschichtlich frühe Geburtssituationen wichtig sein konnte. Bei *Eutheria* mit langer Tragzeit wird das Verwachsen mit der Kopfhaut zum Teil aufgegeben (Abb. 1 *a*).

3. *Zur Grösse von Stadium VF*

Gruppieren wir in Tabelle 8 und 9 die VF-Stadien der Vertreter verschiedenster systematischer Einheiten, so sehen wir, dass sich bei den Abkömmlingen der *Proto-Insectivora* Grössen von 30 mm und weniger finden. Die niedrigsten Werte entsprechen den Geburtslängen der *Marsupialia* mit 11—18 mm SST. Diese relativ übereinstimmenden VF-längen werden realisiert, obwohl für das Erreichen von VF recht verschieden lange Entwicklungszeiten zur Verfügung stehen: bei *Oryctolagus cuniculus* mit 28/30 mm 20 ET, bei *Cavia cobaya* mit 28 mm 32 ET und bei *Homo sapiens* mit 33 mm 50 ET. Das embryonale Wachstum des Menschen und von *Macaca mulatta* gehorcht dabei nach den Untersuchungen

Tabelle 8

Grösse von Stadium VF in mm SST

Taxon	Glm*	SST	Autor
PEDIA			
s familiaris		39	Schliemann (1966)
s americanus		$>35<48$	Schultze (1914)
			Toldt (1914)
domestica		~ 40	
IPEDIA (Gesamtlänge)			
a groenlandica		42	Broman (1910)
don		$>29<58$	Broman (1909)
nychotes sp.		>32	Broman (1909)
			Fawcett (1917 *a*)
ddelli		~ 27	Fawcett (1917 *a*)
CEA (Gesamtlänge)			
odon monoceros		$\leqq 64$	Kükenthal (1899)
hinus delphis		$\leqq 56$	Kükenthal (1899)
iocephala		$\leqq 85$	Sergeant (1962)
enoptera physalus		90	
aptera nodosa		$\gtrsim 58$	Kükenthal (1914)
ODACTYLA	Glm*	Kopf	
opotamus amph.		$\leqq 70$	Gray (1868)
crofa	35	60	Curgy (1965)
			Hess (1921)
taurus	44	60/70	Carlens (1927)
			Addison (1921)
aries	30/40	60	Harris (1936)
us capreolus		~ 46	Sakurai (1906)
BOSCIDEA			
has maximus		66	Toldt (1914)
donta africana		72	Toldt (1914)
ACOIDEA			
rohyrax syriacus		$\leqq 48$	Fischer (1903)
avia capensis		$>21<33$	Wislocki (1930)
			Lindahl (1948)
aemon		$>15<32$	Ursing (1934)
SSODACTYLA		Glm*	
oceros africanus		$\geqq 33$	Brauer (1910 *a*)
us caballus		27/33	Carlens (1929)
ARTHRA			
ypus hybridus		17	Fawcett (1921)
ovemcinctus		17	
lypus tridactylus		29/30	Ursing (1932)
			Schneider (1955)
riseus		$>27<49$	
OMORPHA			
us europaeus		24	
Sylvilagus floridanus		28	Schwarz (1949)
Oryctolagus cuniculus		27/32	Waterman (1943)
Rodentia			
Sciurus vulgaris		23	
Mesocricetus auratus		15	Boyer (1958)
Rattus norvegicus		20/21	Henneberg (1937)
Mus musculus		15	Otis und al. (1954)
Acomys cahirinus		22	Dieterlen (1963)
Cavia cobaya		22/24	Harman und al. (1931)
Erethizon dorsatus		26	Struthers (1927)
Insectivora			
Tenrec ecaudatus		22	Althaus (1938)
Erinaceus europaeus		23	Jakobfeuerborn (1908)
Cryptotis parva		19	Hamilton (1944)
Talpa europaea		22	
Elephantulus		$\sim 13<17$	Kindahl (1941), Roux (1946)
Chiroptera			
Rousettus leschenaulti		15	Starck (1942)
Pteropus seminudus		15	Starck (1952)
Miniopterus Schreibersi		<17	Fawcett i. Henckel (1929)
Myotis myotis		11/12	Joller i. Vorb.
Corynorhinus rafinesquei		13	Pearson (1952)
Scotophilus temminckii		6/7	Koike (1924)
Primates			
Tupaia javanica		24	Henckel (1928), de Lange (1932)
Microcebus murinus		15,5	
Nycticebus coucang		29	Hubrecht (1907)
Galago senegalensis		~ 30	Eloff (1951)
Tarsius spectrum		24	Keibel (1907)
Mycetes seniculus		29	Henckel (1928)
Macaca mulatta		44	Heuser et al. (1941)
M. cynomolgus		40	Keibel (1911)
Papio hamadryas		33	Schneider (1958)
Nasalis larvatus		>25	Schultz (1941)
Hylobates mülleri		29	Selenka (1902)
Semnopithecus priam thersites		24,5	Hill (1937)
Homo sapiens		30/33	Ask (1908)
			Blechschmidt (1963)
			Hochstetter (1951)

*: VF-Länge in bezug auf den Gliedmassenzustand.

von Olivier *et al.* (1958) einer andern mathematischen Formel als jenes der Feten, d.h. der Stadien mit Lidverschluss, sodass hier VF auch hinsichtlich des Wachstums einen wichtigen Umschlagspunkt darstellt.

Hohe Werte von 40—60 mm SST kommen bei jenen Vertretern vor, die von den *Creodonta* abgeleitet werden: bei *Canis familiaris*, *Felis domestica*, *Phoca*

TABELLE 9

Grösse von Stadium VF, Geburts- und Adultgewicht

	Stadium VF SST in mm	Geburtslänge Geburtsgewicht	Adultgewicht in g
Homo sapiens	30/33 nach 50 ET	360 mm Sch 3250 g	70 000 M
Papio hamadryas	33	196 mm B	♂ 22 000-30 000 N ♀ 11 000-15 000
Hylobates pileatus	29 *H. mülleri*	198 mm Sch 400 g	♂ 4 300-7 928 N ♀ 4 110-6 800
Semnopithecus priam thersites	29	>168 mm H	
Mycetes sp.	29	240 mm N	♂ 5 720 ♀ 7 392
Nycticebus coucang	29	50 mm F 5 PN!	♂ 1 105-1 370 N ♀ 1 012-1 675
Oryctolagus cuniculus	28/30 nach 19/21 ET	86,6 mm W 34,2 g	1 410 M
Cavia cobaya	28 nach 32 ET	78,5 g L	400 g L
Phoca groenlandica	42	11 800 g L	♀ 120 000 L
Ursus americanus	> 35 < 48	310 g L	♀ 100 000 L
Canis familiaris (Terrier)	~ 39 nach 32 mm	203 g L	♀ 9 870 L

Autorenhinweise für die VF-Stadien s. Tabelle 8

B: de BEAUX (1919/20)
F: FISCHER (1929)
H: HILL, W. C. O. (1937)
I: IBSCHER (1967)
L: LEITCH und al. (1960)
M: MANGOLD (1966)
N: NAPIER (1967)
Sch: SCHULTZ (1937, 1944)
W: WATERMAN (1943)

groenlandica (Tab. 8). Aus den Angaben zur Ontogenese der *Cetacea*, besonders aus dem Zustand des 90 mm langen *Balaenoptera physalus*-Feten, der im 4. Teil ausführlich beschrieben wird, dürfen wir schliessen, dass ihre Lidverschluss-Stadien eher mit jenen der *Proboscidea* vergleichbar sind als mit jenen der *Carnivora* (die n. KÜKENTHAL, 1899 aufgeführten Feten dürften wohl fixationsbedingte Schrumpfungen aufweisen). Bei einem Feten von *Loxodonta africana* von 72 mm SST findet sich in der Lidnaht eine winzige zentrale Öffnung, die anzeigt, dass es sich um ein frühestes Augenverschluss-Stadium handelt.

Die VF-Feten der Paarzeher sind im Falle von *Bos taurus*, *Ovis aries* und *Sus scrofa* gesamthaft anders organisiert als jene der bekannten übrigen *Eutheria:* die Gliedmassen erreichen die VF-Merkmale bei Stadien von 30/35 mm SST und realisieren bei Lidverschluss in den Vorderextremitäten einen für Eu-NH charakteristischen Zustand. Der Kopf hingegen weist beim Eintritt der Lidverwachsung die Charakteristika von VF auf. Stadium VF dieser Paarhufer dürfte wahrscheinlich als Ergebnis einer Veränderung zu interpretieren sein, die bei gleich-

bleibender Geschwindigkeit vorab in der Entwicklung der Vorderextremitäten eine Verlangsamung der Kopfdifferenzierung zur Folge gehabt hätte. Der Vergleich mit den Lidverschluss-Stadien der übrigen *Eutheria* legt die Annahme nahe, die Paarzeher hätten ursprünglich bezüglich der Grösse ein den übrigen Gruppen vergleichbares Stadium VF von 30/35 mm SST realisiert. Bei *Equus caballus* ist die Lidverwachsung bei einem etwas mehr als 60 mm SST messenden Feten ausgebildet. Auch hier dürfte eine abgewandelte Situation vorliegen. Wir werden im 2. Teil auf die Verhältnisse der VF-Stadien sowohl der *Perissodactyla* als der *Artiodactyla* ausführlicher und mit Literaturangaben eingehen.

4. *Innere Organisation des Stadiums VF und funktionelle Aspekte*

a. *Ossifikationsmerkmale*

Aus Tabelle 3 sind folgende Ossifikationsmerkmale für Stadium VF abzulesen: Mit Ausnahme des Interparietale sind die meisten desmalen Elemente eben entstanden, die Ersatzossifikation der chondrocranialen Einheiten hat noch nicht begonnen oder steht in allerersten Anfängen, in den Gliedmassen weisen die Elemente des Stylo- und Zeugopodiums primäre Knochenkerne auf. Einzelheiten sind ausser Tabelle 3 auch Tabelle 10 zu entnehmen: Hier sind nur VF-Stadien aufgeführt, von denen ich mit Sicherheit weiss, dass sie die Lidverwachsung eben erst realisiert haben. Von ihnen zeigen folgende noch eine winzige zentrale Öffnung in der Lidmauer: *Sciurus vulgaris*, *Myotis myotis*, *Erinaceus europaeus*, *Acomys cahirinus*, *Cavia cobaya* und *Homo sapiens*. Recht unsicher scheint mir bezüglich der Verknöcherungsmerkmale Stadium VF für *Homo sapiens* dokumentiert. Zur Zeit der Lidverwachsung, die nach übereinstimmenden Angaben verschiedenster Autoren (Ask, 1908; Blechschmidt, 1963; Hochstetter, 1951; Keibel *et al.*, 1908; Schultz, 1937 u.a.) bei 30/33 mm SST stattfindet, realisiert n. Mall (1906) der Fetus-Verknöcherungen, die z.T. bereits Überschreitung der VF-Situation darstellen. Es sind nämlich nach diesem Autor bei Stadien von 31/33 mm folgende Ossifikationen vorhanden: alle desmalen Elemente ausser Lacrimale und Tympanicum (= Übereinstimmung mit den übrigen VF-Stadien); das in VF anderer Arten noch fehlende Interparietale wäre hier schon ausgebildet, Verknöcherungen im Ex- und Supraoccipitale, in den Endphalangen von Hand und Fuss und in den Metacarpalia 2—5 würden Überschreiten der VF-Organisation bedeuten. Das hier erwähnte Mallsche Stadium entspricht etwa dem von Schaefer i. Blechschmidt (1963) dargestellten Feten von 49 mm SST. Neuere Angaben bezeugen für *Homo sapiens* hinsichtlich Skelettentwicklung eine Ausnahmestellung: Gliedmassen- und Kopf zeigen nicht die übliche Zuordnung, die Extremitäten erreichen VF-Merkmale n. O'Rahiliy *et al.* (1957) nach 22/23 mm, n. Curgy (1965) mit 33 mm, im Kopf sind VF-Eigenschaften n. Schaefer bei einem Stadium von 49 mm vorhanden.

TABELL

	Mesocricetus auratus	*Mus musculus*	*Rattus norvegicus*	*Citellus citellus*	*Sciurus vulgaris*	*Acomys cahirinus*	*Cavia cobaya*	*Erinaceus europaeus*	*Talpa europaea*	*Tenrec ecaudatus*
Länge in mm SST	15/16	15	20/21	24,8	23	17/22	24,5	23	22	22,5/23
Alter in ET	13¼	14½	17½			23½	31/32	16/18		
Lange Gliedmassenelemente mit beginnender Ossifikation	+	+	+		+	+	+	+	+	+
Sekundärer Gaumen geschlossen	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Dentale, Maxillare, Praemaxillare, Parietale (Par), Frontale	+	+	+		+	+	+	+	+	+
Vomer (Vo), Squamosum (Sq), Palatinum (Pal)	+	+	+		+	+	Vo —	+	+	+
Desmales Pterygoid	+	+	+		—	—	—	—	—	+
Nasale (Na), Jugale (Ju)			+		+	+	+	Ju —	+	Ju —
Lacrimale	—	—	+		—	—	—	+	—	—
Tympanicum	+	+	+		+	+	+	—	—	+
Goniale	—	—	—		—	—	—	—	—	+
Ala temporalis mit Verknöcherungsbeginn	+	+	+		+	+	+	+	—	+
Ilium diaphysisch verknöchernd	+	+	+		—		+	—	—	+
Pubis knorpelig	+	+	+		+	+	+	+	+	+
Lippenverschluss	—	+	—		+	—	—	+	+	+
Nasenpfropf	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

…ttmerkmale der VF-Stadien

…cuniculus	*Lepus europaeus*	*Felis domestica*	*Canis familiaris*	*Myotis myotis*	*Scotophilus temminckii*	*Tupaia javanica* 567 *b*	*Microcebus murinus* EM 193 *a*	*Tarsius spectrum* 735, 492	*Nycticebus tardigradus* 218	*Papio hamadryas*	*Macaca mulatta* und *M. sinica*	*Homo sapiens*	*Homo sapiens*
7,2	24	42	39	11/12	6/7	22/24	15,5	20,8/ 24 gL	29 gL	33	44	33	47
)/20		um 32	32/35								53	um 50	um 70
+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	Par—	Par ?	Par—	+
	+	+	+	Sq — Pal—		+	Vo —	+	+	Vo —	+	+	+
	—	+	+	+		+	+	+	+	—	+	+	+
	Na —	+	+	—		+	Na —	+	+	+	Ju ?	Na —	+
	—	+	+	—		+	—	+	?	+	+		+
	+	+	+	+		+	—		+	+	—	—	+
	—	—	—	+		+	—	+	+	—		Win— zig	+
	—	+	+	—	—	+	—	—	+	—	+	—	—
	+	—	—								—		
		+	+	+							+		
	+	+	+ ?	—		—	+			—	+		
+	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+		

In den mir zur Verfügung gestandenen *Homo*-Stadien von 33 mm (Abb. 1 *i*) und 47 mm liegen folgende Verhältnisse vor: Dem jüngeren der beiden Feten mit eben entstandenem Lidverschluss fehlen von den desmalen Elementen Nasale, Parietale, Interparietale und Tympanicum. Das Goniale ist als winziger Splitter in erster Anlage zu sehen. Auch im älteren Feten ist das Goniale noch immer klein, die Anlage des Tympanicum jetzt vorhanden. Beginnende Ersatzossifikation ist noch nicht festzustellen (SCHAEFER gibt für ihr Stadium von 49 mm ausser dem Vorkommen einer Verknöcherung im Supraoccipitale auch den Malleus als ossifizierend an).

b. *Sekundärer Gaumen und Epiglottis*

Besonders wichtig scheinen mir im Hinblick auf meine Hypothese zu einem Vorfahren-Geburtsstadium folgende Gestaltungen: Der für den Saugprozess notwendige *sekundäre Gaumen* ist in allen untersuchten Fällen sowie in den in

---

LITERATUR ZU TAB. 10

Mesocricetus auratus: n. eigenen Stadien sowie n. BEATTY (1950), BOYER (1958).
Mus musculus: n. eigenen Stadien und n. OTIS (1954), WITSCHI (1962).
Rattus norvegicus: n. eigenen Stadien und n. ADDISON (1921), DIETERLEN (1963); Normentafel von HENNEBERG (1937), MARTIN (1963), SCHMIDT (1965).
Citellus citellus n. Normentafel von VÖLKER (1922).
Acomys cahirinus: n. 2 eigenen Stadien, n. DIETERLEN (1963). *Acomys* ist bei Lidverschluss etwas weiter differenziert als übrige VF-Stadien, die ossifizierten Anteile der Gliedmassen sind viel ausgedehnter.
Cavia cobaya: eigene Stadien, Angaben n. HARMAN et al. (1931), MARTIN (1963), SCOTT (1937). Bei noch geringer Ossifikation der langen Gliedmassenelemente erscheint im Dentale bereits Sekundärknorpel, auch ist schon eine Mesenchymkondensation für den *Discus articularis* zu erkennen, das Goniale ist jedoch noch nicht angelegt.
Erinaceus europaeus: 1 Stadium mit noch nicht ganz vollständigem Lidverschluss. Angaben n. FAWCETT (1917), GROENBERG (1901), JAKOBFEUERBORN (1901), OESCHGER mündlich.
Talpa europaea: FISCHER (n. de BEER 1937), INOUYE (1912), SCHORR (1908).
Tenrec ecaudatus: 1 Stadium und Angaben n. ALTHAUS (1938), LEIMGRUBER (1939).
Oryctolagus cuniculus: Normentafel von MINOT et al. (1905), WATERMAN (1943).
Lepus europaeus: 1 Stadium.
Felis domestica: n. DREWS (1934) entspricht ein Stadium von 28 ET (n. GERSH 1937 26 mm SST messend) in seinen Ossifikationsmerkmalen VF. Meine eigenen beiden Stadien von 42 mm SST und n. GERSH (1937) etwa 32 ET sind hinsichtlich ihrer Verknöcherung noch typische VF-Feten. Der Lidverschluss ist vorhanden; DREWS gibt diesbezüglich keinen Hinweis.
Canis familiaris: n. FRETS (1911), OLMSTEAD (1911), SCHAEFFER (1934), SCHLIEMANN (1966).
Scotophilus temminckii: n. KOIKE (1924).
Tupaia javanica: Nr. 567 *b*; Angaben für ein Stadium von 24 mm n. LANGE et al. (1932) und n. HENCKEL (1924).
Microcebus murinus: Stadium Bern, Angaben von ALTNER (1968).
Tarsius spectrum: es standen mir Nr. 735 und 492 von Utrecht zur Verfügung. Dazu Angaben n. HUBRECHT et al. (1907), HENCKEL (1924).
Nycticebus tardigradus: Nr. 36 von 29 mm g. L. hat VF deutlich überschritten: Anlage des SKG mit *Discus articularis* vorhanden.
Papio hamadryas: eigene und Angaben v. REINHARD (1958).
Macaca mulatta (und *M. sinica*): n. FISCHER (1902), FRETS (1914), HENCKEL (1929), SCHULTZ (1937), van WAGENEN (1964).

Tabelle 10 unter Stadium VF aufgeführten Feten kurz vor dem Erreichen von VF geschlossen worden; die noch bestehende Verwachsungsnaht zeigt an, dass das Ereignis nur wenig zurückliegt. Von den Beutlern wissen wir, dass ein während längerer Zeit ununterbrochen fortgesetztes Saugen an der mütterlichen Zitze dadurch ermöglicht wird, dass dank der hochgestellten *Epiglottis* ein gleichzeitiges Trinken und Atmen garantiert ist. Abbildung 7 *a*, *b* zeigt uns die Verhältnisse von *Trichosurus vulpecula* und *Protemnodon eugenii*. Die weit dorsad

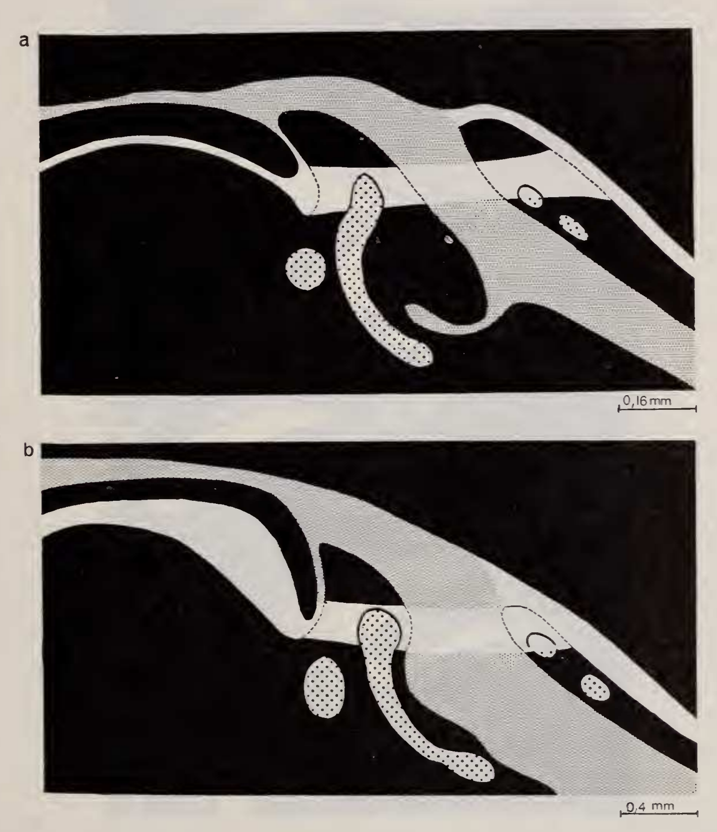
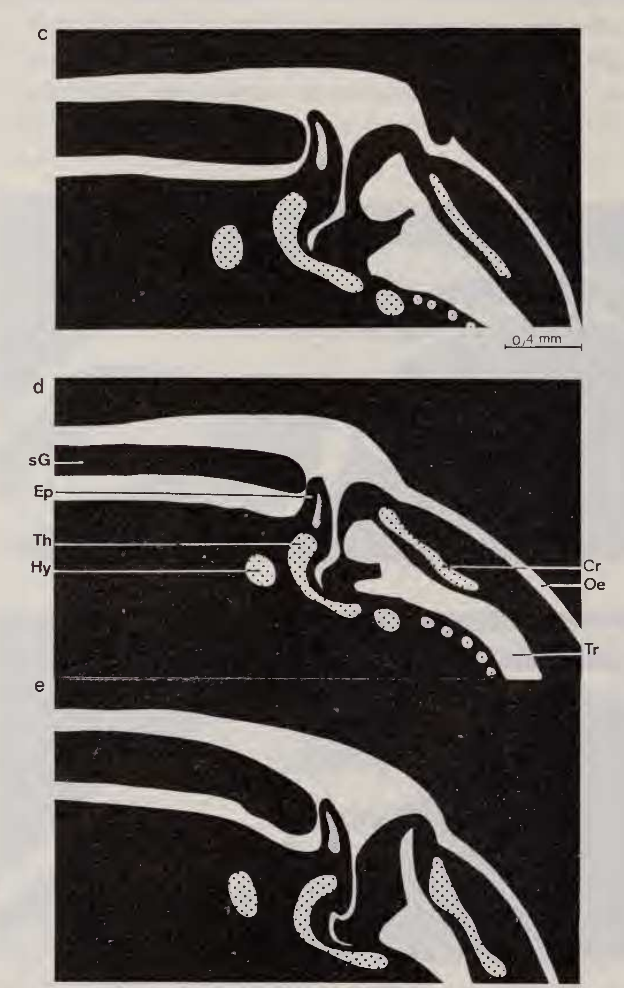


ABB. 7.

Lage und Höhe der Epiglottis.
Beim neugeborenen Beutler: *a : Trichosurus vulpecula*; *b : Protemnodon eugenii*, ist die Epiglottis so weit dorsad gewachsen, dass sie dem Velum palatinum caudal anliegt. Die Atemluft (grau) passiert ständig vom Ductus nasopharyngeus zur Trachea, die Milch (weiss) gelangt aus der Mundhöhle seitlich am Kehlkopf vorbei zum Ösophagus; auch bei den Lidverschluss-Stadien der *Eutheria* bestehen topographische Verhältnisse, die beim Abschluss der Mundhöhle durch die Epiglottis ein seitliches Abfliessen der Milch durch den Recessus piriformis in den Oesophagus gestatten könnten. Es sind dargestellt *c : Mus musculus* 14½ ET; *d : Acomys cahirinus* 23½ ET; *e : Rattus norvegicus* 17½ ET; ein Vergleich der VF- mit älteren Stadien von *Rattus norvegicus f:* Neonatus; *g:* 4 PN, Stadium der Malleusablösung; *g:* 14 PN (Augenöffnen) zeigt, dass schon in VF bezüglich der Epiglottis-Lage definitive Verhältnisse vorliegen.
Alle Sagittalschnitte sind so orientiert, dass die Basalplatte des Chondrocraniums horizontal liegt.

reichende Epiglottis schliesst die Mundhöhle so ab, dass die Milch seitlich vom Kehlkopf im Sulcus laryngopharyngeus in den Ösophagus gelangt. Eine dieser *Marsupialia*-Neonaten vergleichbare Situation liegt bei neugeborenen *Eutheria*-

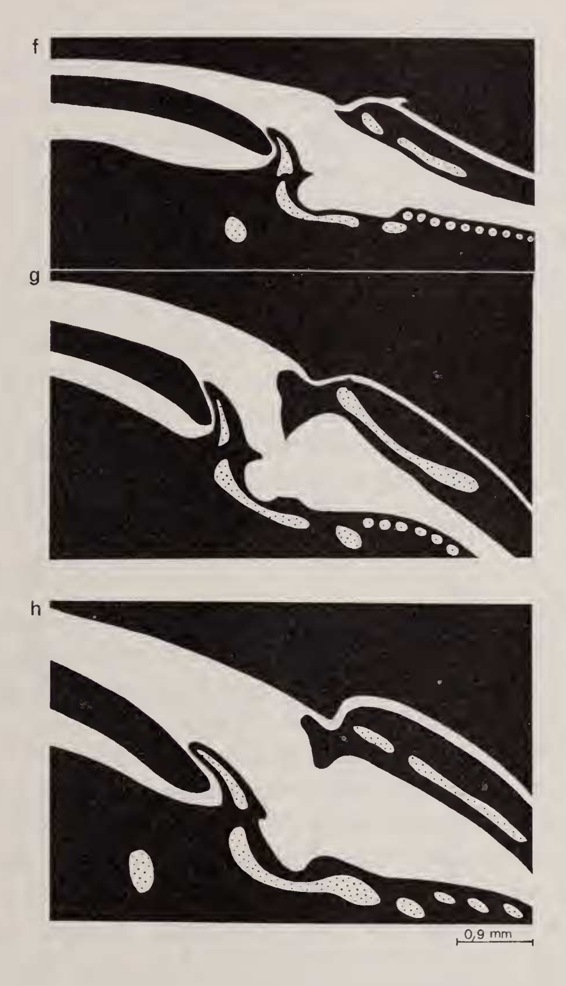


Nesthockern, Abbildung 7 *f* mit *Rattus norvegicus*, vor, wo Trinken und Atmen ebenfalls simultan erfolgen müssen. Prüfen wir die Lage der Epiglottis bei unsern VF-Stadien, so zeigt sich hier bereits die Lagebeziehung der eben erwähnten Säuglinge (7 *c*, *d*, *e*).

c. *Zustand des Integuments*

Die extrauterine Weiterentwicklung nach früher Geburt erfordert ausser Einrichtungen zu intensiver Laktation Schutz des Körpers vor schädlichen Ausseneinflüssen. Trägt die Beschaffenheit des Integuments auf Stadium VF der

Anforderung einer frühen Geburt Rechnung? Dort, wo auch bei rezenten *Eutheria* der Fetus noch immer nach kurzer Entwicklungsdauer das feuchte Uterusmilieu verlässt, wird die Körperoberfläche entsprechend früh geburtsreif. Die neuge-



borene *Talpa europaea* (Abb. 1 *a*) steht gestaltlich VF noch nahe; das Integument hat die für einen Eu-NH-Neonaten geburtstypische Ausbildung mit Stratum granulosum und verhorntem Periderm erreicht. Leider hatte ich nicht die Möglichkeit, einen Neonaten von *Cryptotis parva* oder einen solchen von *Glis glis* zu untersuchen, die n. Angaben von Hamilton (1944) und Koenig (1960) mit einer VF noch nahen Geburtsgestalt zur Welt kommen. Mit der Verlängerung der Tragzeit und der also je später erfolgenden Geburt wird die Ausbildung von Stratum granulosum und verhornten Aussenschichten immer mehr verzögert. Abbildung 8 stellt die Verhältnisse von *Rattus*, *Cavia cobaya* und *Homo sapiens*

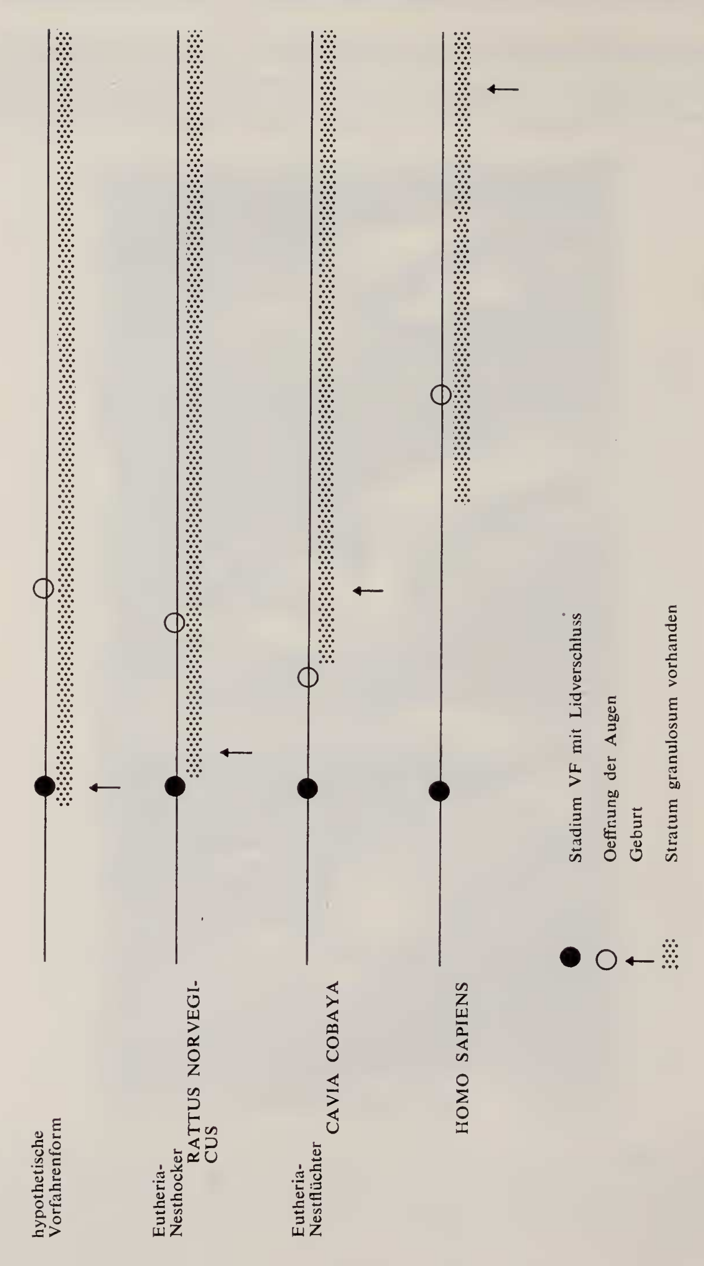


Abb. 8.

Lidverschluss, Integumententwicklung und Geburtszeitpunkt bei den *Eutheria*.
Das Stratum granulosum tritt relativ zur Gestaltsituation umso später auf, je länger der intrauterine Aufenthalt dauert: bei *Rattus* n. HANSON (1947 i. GABE 1967) mit 19 ET, bei *Cavia cobaya* n. GÄTZI nach Augenöffnen, bei *Homo sapiens* n. GABE (1967) mit 5 Mo. Der Lidverschluss passt sich dieser Verschiebung des Geburtsmomentes nicht an; er entsteht bei allen *Eutheria* einem übereinstimmend frühen Ontogenese-Stadium zugeordnet.

nach Literaturangaben schematisch dar. Während *Cavia cobaya* nach einer unveröffentlichten Studie von Gätzi (1969) ein Stratum granulosum erst nach Augenöffnen, nach 55/58 ET ausbildet, beginnt bei *Homo sapiens* n. Gabe (1967) seine Entstehung gegen den 5. Fetalmonat.

d. *Bewegungsmöglichkeiten der VF-Stadien*

Wenig zahlreich sind auch Angaben über die Bewegungsmöglichkeiten der VF-Stadien, die jenen der *Marsupialia*-Neonaten etwa vergleichbar wären. Angulo y Gonzalez (1932) beschreibt für *Rattus* von 17½ ET Kopf- und Rumpfbewegungen sowie Motilität der Vorder- und Hintergliedmassen. Koenig (1960) erwähnt für den obenerwähnten Neonaten von *Glis glis* Kopfpendeln, eine ruderartige und abwechselnde Betätigung der Vorderextremitäten und völlige Passivität der Beine. Es dürfte diese Gliedmassensituation etwa jener der Beutler-Neonaten entsprechen, die lediglich mit Hilfe alternierender Armbewegungen den Weg von der Geburtsöffnung zum Beutel bewältigen. Nach Pankratz (1934; zit. n. Marty, 1962) treten bei *Oryctolagus cuniculus* Bewegungen schon mit 15/16 ET auf, Stadium VF ist 19/21 ET alt. Bei *Ovis aries* (Barcroft, 1939) und bei *Felis domestica* (Windle, 1931) finden sich für Stadium VF trotz höherer Adultcerebralisation vergleichbare Verhältnisse.

e. *Urogenitalsystem*

In den Arbeiten zur Entwicklung der embryonalen Säugernieren wird immer wieder die Frage nach deren Funktion gestellt. Zum Teil ist sie phylogenetisch orientiert und will in Erfahrung bringen, ob die von niederen *Vertebrata* übernommenen Exkretionsorgane lediglich noch in ihrer Struktur oder eventuell auch samt ihrer Physiologie Rekapitulierungen darstellen. Zum Teil geht die Frage aber auch von rein ontogenetischen Gesichtspunkten aus und es wird zu ermitteln gesucht, welche Aufgabe z.B. einem tätigen *Eutheria*-Mesonephros zukommen könnte, wo doch die Exkretion flüssiger Substanzen bei den *Plazentalia* auf dem Umweg über die Mutter geschieht. In diesem Zusammenhang wurde bekanntlich eine mögliche Korrelation von Mesonephrosfunktion, Allantoisgrösse und Plazentationsmodus untersucht (Bremer, 1916; Hintzsche, 1940).

In der vorliegenden Arbeit ist die Frage nach der Funktionsmöglichkeit des Meso- und Metanephros für einen stammesgeschichtlich als Geburtsstadium auftretenden Feten der Organisation VF zu stellen. Es geben uns auch hierbei die Verhältnisse bei den *Marsupialia*-Neonaten einige Hinweise. Bei *Didelphis virginiana* setzt n. Gersh (1937) die Metanephros-Funktion erst mit 8PN ein, die Exkretion wird unmittelbar nach der Geburt vom Mesonephros geleistet. Es gibt also rezente Säuger, bei denen die Urniere eindeutig noch als Exkretionsorgan gebraucht wird. Für die *Eutheria*-VF-Feten dürfen wir annehmen, dass ein in diesem Stadium rezent noch oder nicht mehr vorhandener Funktions-

zustand nicht ohne weiteres eine in der stammesgeschichtlichen Vergangenheit gleicherweise vorhandene Situation darstellen muss. Auch wenn selbständige Exkretion bei Geburt in VF für Vorfahrenformen einmal realisiert war, so be-besteht nach Verschiebung des Geburtszeitpunktes durchaus die Möglichkeit einer die Lebensfähigkeit nicht tangierenden Veränderung, indem in Anpassung an eine sukzessive längerdauernde intrauterine Entwicklung die Exkretion flüssiger Abbauprodukte durch die Plazenta übernommen und der Fetus von dieser Funktion dispensiert wird. Es scheint mir aus diesem Grunde ein Nachweis des Auftretens der funktionsbereiten *Strukturen* an sich schon zu genügen, um unsere Hypothese von einer phylogenetisch früheren Geburt in VF zu stützen. Es fehlt aber auch für die rezenten VF-Stadien, sogar des Menschen, nicht an Hinweisen, welche für eine Tätigkeit der embryonalen Nieren sprechen. Einen guten Überblick zur Frage nach einer noch bestehenden Funktion des Mesonephros während der Ontogenese gibt die Arbeit von WILTSCHKE (1960).

Die Verlängerung der Tragzeit im Verlaufe der Stammesgeschichte könnte Verschiebungen eventuell auch bezüglich der Öffnung von Sinus urogenitalis und Rectum zur Folge gehabt haben. Ich erinnere an die S. 47 besprochenen Retardierungen, welche die Ausbildung des Integuments betreffen und je ausgedehnter sind, je länger der intrauterine Aufenthalt dauert. Doch gibt es auch hinsichtlich

---

LITERATUR TAB. 11

Mesocricetus auratus: n. LUDWIG (1957) enthält der Metanephros schon am 13. ET mehrere Nephren, Glomeruli mit kernhaltigen Erythrocyten.
Mus musculus: n. BOVY (1924) keine Mesonephros-Glomeruli; n. LUDWIG (1957) am 14. ET Metanephros mit durchbluteten Glomeruli.
Rattus: POLITZER (1934); TORREY (1943) beobachtet bei 32/34-Somiten-Stadien Mesonephros-Glomeruli; n. WITSCHI (1961) bei Embryonen von 12¼ ET Mesonephros-Anlage ohne Glomeruli.
Cavia cobaya: n. BREMER (1916) Mesonephros schon bei 15 mm SST-Stadien nicht mehr als aktiv zu betrachten; n. SCOTT (1937) mit 26 ET Müllerscher und Wolffscher Gang ganz offen.
Talpa europaea: GODET (1941), WEBER (1897).
Oryctolagus cuniculus: JOST (1948), MINOT et al. (1905).
Felis domestica: Abbau des Mesonephros n. BREMER (1916) bei 32 mm-Stadien; n. GERSH (1937) hingegen ist die Urniere bei Feten von 48 mm/35 ET noch voll entwickelt und gleichzeitig auch der Metanephros in Funktion; n. POLITZER (1934) offen bei Stadien von 21 mm.
Scotophilus temminckii: KOIKE (1924).
Tupaia javanica: LANGE et al. (1932).
Tarsius spectrum: HUBRECHT et al. (1907) gibt für ein gleich weit wie Nr. 218 entwickeltes Stadium offenen Sinus urogenitalis (SUG) und offenes Rectum an.
Nycticebus tardigradus n. HUBRECHT et al. (1907).
Homo sapiens: n. STARCK (1965) befindet sich der Mesonephros in Rückbildung; sein Abbau ist im 4. Mo beendet. Die Müllerschen Gänge erreichen n. VILAS (1933) die Dorsalwand des SUG bei 32 mm. Zu dieser Zeit enthält der Metanephros ausser den Glomeruli Tubuli 4. und 5. Ordnung.

Die in der Tabelle angeführte Numerierung der je gleichalten Stadien von *Mesocricetus auratus, Mus musculus, Rattus norvegicus* bezieht sich auf eigenes Material.

	Mesocricetus auratus 34	*Mus musculus* 49	53	*Rattus norvegicus* 60	61	*Acomys cahirinus* 4	*Cavia cobaya* 10	*Erinaceus europaeus*	*Talpa europaea* G. ♂	K. ♀	W	*Tenrec ecaudatus*	*Oryctolagus cuniculus*	*Lepus europaeus*	*Felis domestica*	*Scotophilus temminckii*	*Tupaia javanica*	*Microcebus murinus*	*Tarsius spectrum* 218	*Nycticebus tardigradus*	*Homo sapiens*
Länge in mm SST		15				22	28½	23	16	16	11	22,5	27	24	32	6/7	22	21_{gL}		29	30/33
Alter in ET	13¼	14½	14½	17½	17½	23½	31/32	17½													
Mesonephros noch mit Glomeruli	— L	— B,L	—	— T,W	—	—	+ B	R			+	+		+	+ G			+	+		+ S
Metanephros mit Malpighischen Körperchen	+ L	+	+	+	+	+	+	+			+	+	+ M	+		+	+	+	+	+	+ S,V
Glomeruli des Metanephros durchblutet	+	+	+	+	+			+			+	+		+							
Rectum offen	+			+	+	+	—	+			+	+	+ M		+ P	+ K	+		+	+	+ L
Sinus urogenitalis offen	+				—	—	—	+			—	—	+ M		+ P	— K	+		+ H	+	+ L
Müllerscher Gang mit Lumen	+	+	+	+	+	+	R	R	R	+		zum Teil	+ J	—					—		+ V
Wolffscher Gang mit Lumen	+	R	R	+	R	R	+	+	+	+		+	+ J						+		
Ureter mit Lumen	+	+	+	+	+	+	+	+				+		zum Teil					+		
Nabelhernie zurückgebildet	+	+	+	+	+	+	+	—	+	+		+	+ M				+				—

des Rectum und Sinus urogenitalis neben Fällen mit verspäteter Öffnung *(Cavia cobaya)* das Beibehalten einer Situation, wie wir sie für VF als Geburtsstadium postulieren müssen. Es ist dies zum Beispiel der Fall bei *Homo sapiens*, wo n. LUDWIG (1965) der Sinus urogenitalis (SUG) bei Stadien von 17, das Rectum bei solchen von 27/33 mm SST sich öffnet.



ABB. 9.

Meso- und Metanephros.
Beim neugeborenen *Macropus griseus* (*a*) und bei manchen Lidverschluss-Stadien der *Eutheria*, hier bei *Tenrec ecaudatus* (*b*) sind Meso- und Metanephros gleichzeitig vorhanden; beim Beutler übertrifft die Urniere die definitive Niere bedeutend an Ausdehnung.
Go: Gonadenanlage, Me: Mesonephros, MG: Müllerscher Gang, Mt: Metanephros, Re: Rectum, Ur: Ureter, WG: Wolffscher Gang.

Tabelle 11 fasst für die VF-Stadien die wichtigsten Fakten zum Zustand des Urogenitalsystems zusammen. Es liegt einschliesslich *Homo sapiens* folgende relativ übereinstimmende Situation vor: Der *Mesonephros* zeigt zum Teil deutliche Rückbildungserscheinungen oder wird, wie im Falle von *Mus musculus* (BOVY, 1929; WEBER, 1897), *Mesocricetus auratus* (LUDWIG, 1957) und *Rattus norvegicus* (WITSCHI, 1961) überhaupt nicht mehr vollständig aufgebaut, indem die Glomeruli-Bildung unterbleibt. Ein relativ grosser und noch mit zahlreichen durchbluteten Glomeruli ausgestatteter Mesonephros findet sich nach eigener Prüfung bei *Tenrec ecaudatus* (Abb. 9 *b*) und bei *Tarsius spectrum*. HINTZSCHE (1940) macht für *Microcebus murinus* von 21 mm Gesamtlänge (unser Stadium VF hat 15 mm SST) die Angabe, die Urniere habe mit einer Ausdehnung über drei Wirbelkörper

noch die Ausmasse des schon gut differenzierten Metanephros. *Homo sapiens* besitzt n. SHIKINANI (1926) mit 23 mm einen vom 2. Lenden- bis zum 4. Sakralwirbel reichenden Mesonephros, an dessen linkem cranialen Ende die erste Atrophie der Tubuli eben einsetzt. HOCHSTETTER (1954) erscheint es als im höchsten Grad wahrscheinlich, dass die Flüssigkeit der Harnblase eines Feten von 26,9 mm aus den wohlentwickelten Glomeruli der Urnieren stammt. Nach Angaben i. STARCK (1965) ist die Rückbildung des menschlichen Mesonephros etwa im 4. Mo abgeschlossen.

Im *Metanephros* finden sich bei allen in Tabelle 11 dokumentierten Formen Malpighische Körperchen und grossteils Glomeruli, in denen mittels geeigneter Färbung Erythrocyten festgestellt werden können. Die *Ureter* münden dorsal der Wolffschen Gänge in die Harnblase und sind mit Lumen versehen. Die Wolffschen Gänge, die n. Literatur schon auf sehr viel jüngeren Stadien die Kloake erreicht haben und zum Ableiten flüssiger Substanzen fähig waren, befinden sich bei weiblich sich differenzierenden Feten in Rückbildung, in männlichen Feten dieses Stadiums atrophiert der MÜLLERsche Gang und ist zum Teil nur noch in letzten Resten nachweisbar *(Erinaceus europaeus)*.

Tabelle 11 belegt ausserdem den für eine frühere Geburt in VF wichtigen Umstand, dass die Darmschlingen des physiologischen Nabelbruches reponiert sind (Ausnahme: *Homo sapiens*).

5. *Vergleich mit den Marsupialia-Neonaten*

Ich habe in der Deutung der transitorischen Verschlüsse und bei der Darstellung der inneren Organisation von Stadium VF schon verschiedentlich kurz mit den Beutler-Neonaten verglichen und möchte hier eine etwas detailliertere Gegenüberstellung anschliessen. Eine ausführliche Dokumentation und die Literaturangaben für die *Marsupialia* finden sich in einer früheren Arbeit (MÜLLER, 1969 *a*).

a. *Skelettmerkmale und Kehlkopfzustand*

Es liegt bei Geburt der *Marsupialia* ein etwas weniger ossifiziertes Skelett vor als in VF der *Eutheria*. Das Deckknocheninventar ist noch unvollständig; bei *Didelphis virginiana* fehlen n. NESSLINGER (1956) Goniale, Parietale, Interparietale; bei *Macropus griseus* sind nach eigener Prüfung nicht vorhanden Nasale, Jugale, Frontale, Parietale, Goniale, Tympanicum und Interparietale. Bei den VF-Stadien hingegen fehlen lediglich Pterygoid, Lacrimale und Goniale manchmal, das Interparietale in allen dokumentierten Fällen.

Auffallend ist vor allem der in Form eines Entwicklungsgradienten zwischen Arm und Bein auftretende Unterschied im Extremitätenzustand. Bei *Didelphis virginiana* (n. NESSLINGER, 1956) sind Ossifikationsanfänge lediglich in den

Diaphysen der langen vorderen Gliedmassenelemente, bei den VF-Stadien der *Eutheria* hingegen in jenen der Vorder- und Hinterextremität festzustellen. Eine mit *Didelphis virginiana* übereinstimmende Situation findet sich bei *Trichosurus vulpecula* und *Macropus rufus*. *Protemnodon eugenii* und *Macropus griseus* hingegen zeigen auch in Tibia und Fibula der Hintergliedmasse leichten Verknöcherungsbeginn.

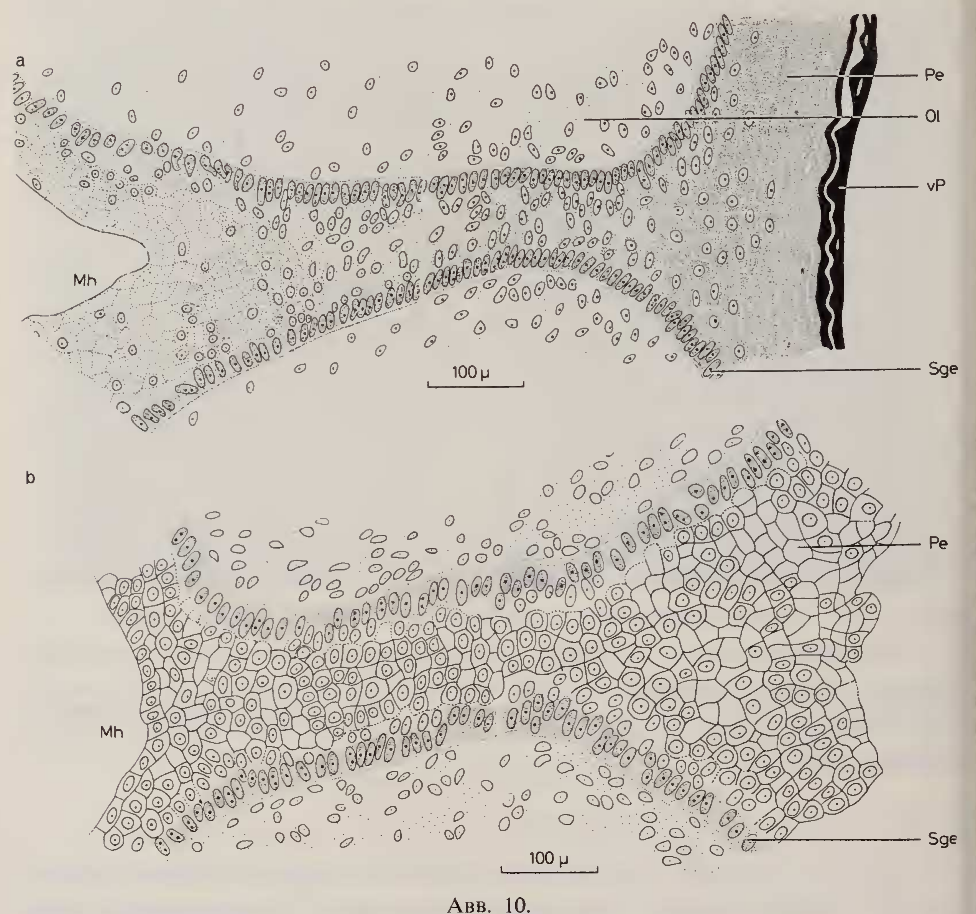


Abb. 10.

Histologisches Bild der Lippenverwachsung.
a: Die epitheliale Verbindung von Ober- und Unterlippe des neugeborenen *Protemnodon eugenii* ist lediglich lateral voll zellularisiert; b: die Verwachsung von *Erinaceus europaeus* besteht durchgehend aus klar abgegrenzten Zellen.
Mh: Mundhöhle, Ol: Oberlippe, Pe: Periderm, Sge: Stratum germinativum, vP: verhorntes Periderm.

b. *Transitorische Verschlüsse*

Ein Habitus-Vergleich des Beutlers (Abb. 3 *a*) mit dem VF-Stadium der *Eutheria* (3 *b*, *c*) ergibt Übereinstimmung hinsichtlich der transitorischen Ver-

schlüsse. Bei *Macropus rufus* sind die unterhalb der dicken Peridermschicht liegenden verwachsenen Lider und die mit der Kopfhaut verwachsene Pinna

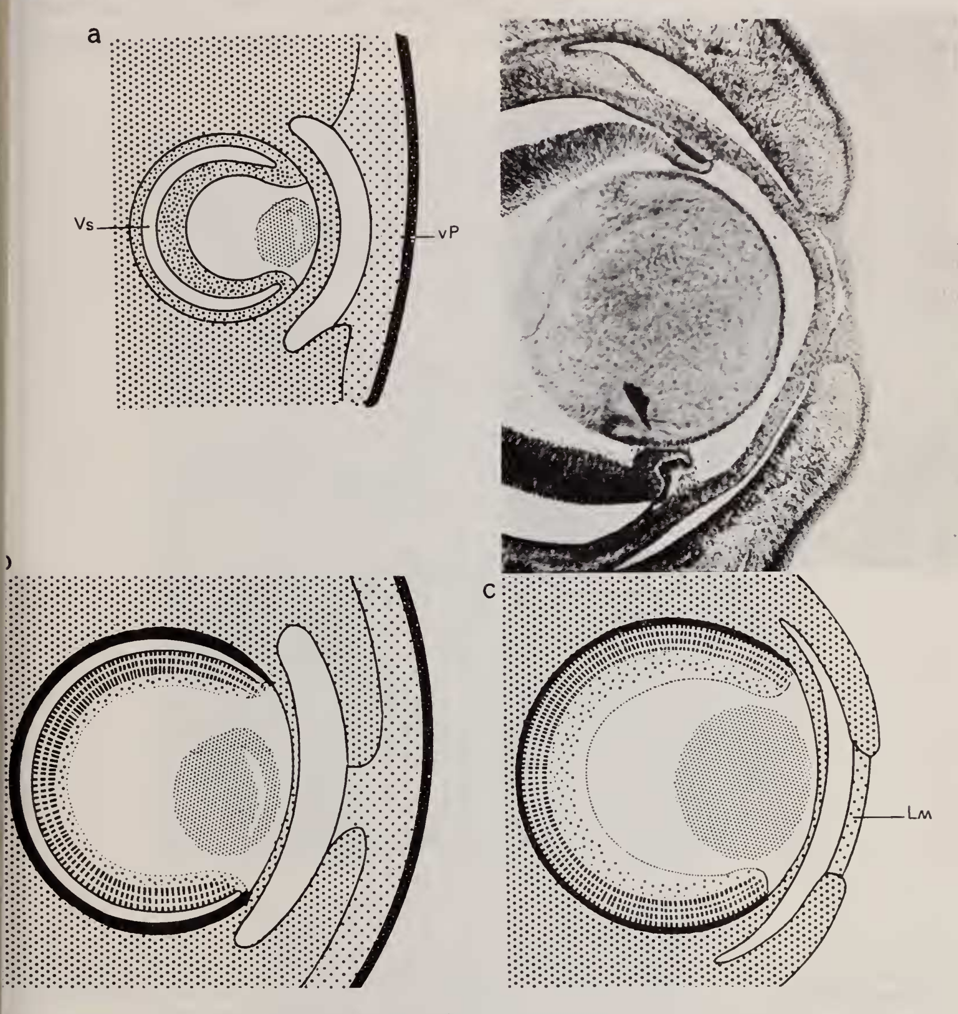


Abb. 11.

Augenschutz und Gesamtorganisation des Auges bei Geburt.
a: Beim neugeborenen *Dasyurus quoll* besteht der extrauterin notwendige Augenschutz lediglich aus Peridermüberzug; bei *Macropus* ist bei Geburt ein doppelter Schutz vorhanden: Periderm und die durch eine Lidmauer (Lm) verbundenen Lider; *c:* bei Stadium VF der *Eutheria* ist die Ventrikelspalte (Vs) geschlossen und die Retina differenzierter als jene der Beutler-Neonaten.

schwierig festzustellen, während sie bei den *Eutheria* deutlich in Erscheinung treten. Lid- und Lippenverwachsung des Beutlers sind noch nicht völlig zellularisiert, hingegen ist ein verhorntes und mehrere Zellschichten umfassendes Periderm vorhanden. In Stadium VF der *Eutheria* bestehen Lid- und Lippen-

verschluss aus gut sichtbaren Einzelzellen, ein verhorntes Periderm wird bei diesen rezent ja intrauterin durchlaufenen Ontogenese-Stadien noch nicht ausgebildet. Abbildung 10 *a* dokumentiert die Verhältnisse des Beutlers, 10 *b* jene von *Erinaceus europaeus* für die Lippenverwachsung. Der Lidverschluss weist je vergleichbare Strukturierung auf.

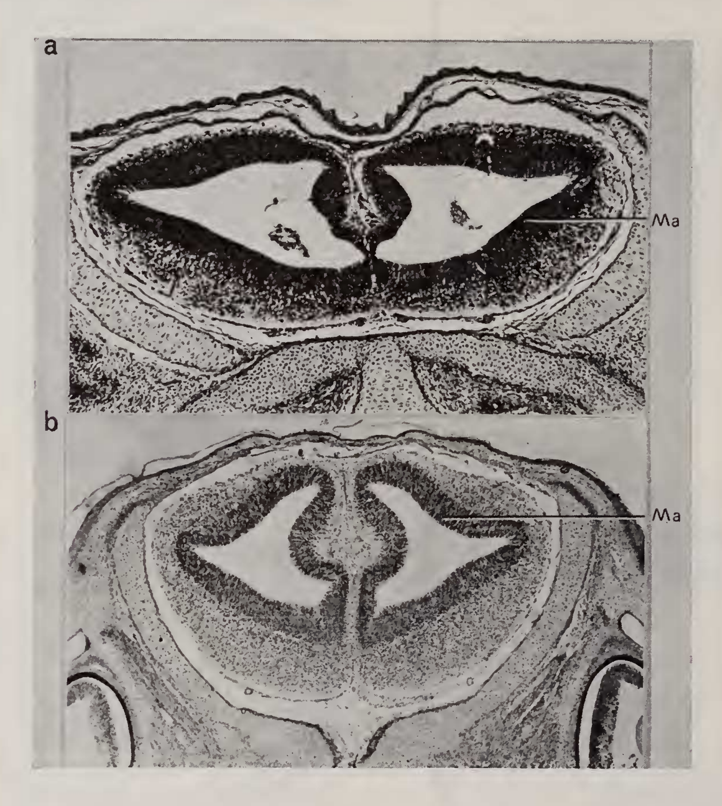
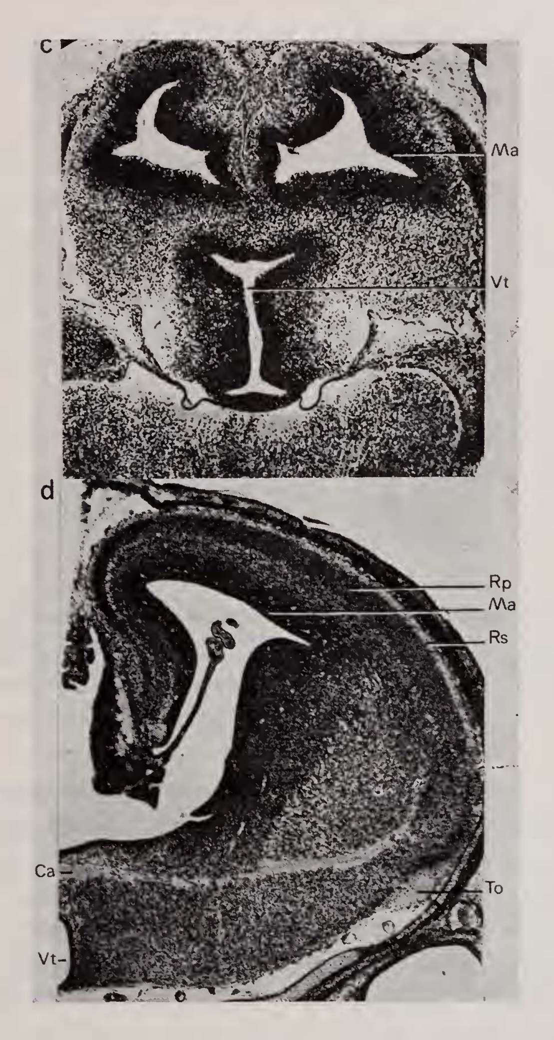


Abb. 12.

Hirnzustand bei Lidverschluss.
a: Das Gehirn des neugeborenen Beutlers *Didelphis virginiana*; *b: Macropus griseus* und *c:* eines Schlüpflings von *Tachyglossus aculeatus* zeigt eine aus Matrix (Ma) und Mantelschicht aufgebaute Hemisphärenwand; *d: Mus musculus* bei Lidverschluss.
ca: Commissura anterior, Rp: Rindenplatte, To: Tr. olfactorius lateralis, Vt: dritter Ventrikel.

Die Lidverwachsung der *Marsupialia* ist einem primitiveren Hirn- und Retinastadium zugeordnet als jene der *Eutheria*-VF-Stadien. Während bei *Macropus griseus* ein leichter Differenzierungsunterschied zwischen den peripheren länglichen und den zentralen kugeligen Retinazellen besteht und jene von *Didelphis virginiana* sich sogar nur aus länglichen Neuroblasten aufbaut, sind in der VF-Retina von *Mus musculus* bereits drei Schichten zu unterscheiden: die Matrix mit peripheren länglichen und zentralen kugeligen Zellen sowie die Faserschicht.

Abbildung 11 stellt diese unterschiedlichen Verhältnisse schematisch dar und gibt in 11 *a* ausserdem die Situation jener Beutler wieder, welche als Neonaten wie *Dasyurus quoll* noch keinen Lidverschluss, sondern lediglich mit Periderm überwachsene Augen haben.



Die Hemisphärenwand von *Didelphis virginiana* und *Macropus griseus* (Abb. 12 *a*, *b*) besteht aus Matrix und Mantelschicht. Der Randschleier ist bei *Macropus*, hingegen noch nicht bei *Didelphis* entstanden. Das Lidverschluss-Stadium der *Eutheria* (Abb. 12 *d*, *Mus musculus* 14½ ET) zeichnet sich durch bedeutend fortgeschrittenere Differenzierung aus: Es ist hier bereits die Rindenplatte vollständig angelegt. Es sei ausserdem der für stammesgeschichtliche Ableitung der Ontogenese-Typen wichtige Sachverhalt erwähnt, dass die *Mono-*

tremata-Schlüpflinge (Abb. *c*, *Tachyglossus aculeatus* n. ZIEHEN, 1904) bei Lidverschluss eine den *Marsupialia* vergleichbare Hirnsituation aufweisen.

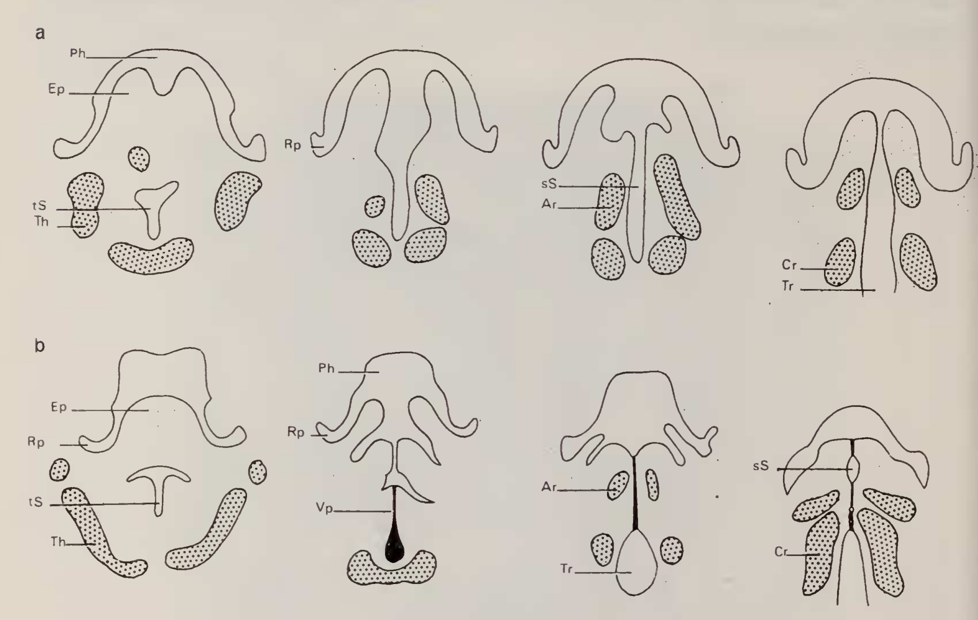


ABB. 13.

Kehlkopfsituation bei *Marsupialia*-Neonaten und *Eutheria*-VF-Stadien.
a: die Epiglottis (Ep) von *Trichosurus vulpecula* reicht nahe ans Pharynxdach, die Milchpassage geschieht im Recessus piriformis (Rp), die Arywülste sind durch die sagittale Spalte (sS) vollständig voneinander getrennt; *b*: bei *Microcebus murinus* mit eben geschlossenen Augen ist die Lösung der Verklebung im Gang.
Abkürzungen Abbildung 3.

Es wird also der Lidverschluss der *Marsupialia* bei Stadien mit weniger differenziertem Skelett und Gehirn ausgebildet als bei den *Eutheria*. Auf früheren Gestaltstadien als bei den *Eutheria* ist sodann eine Verbindung zwischen Pharynx und Larynx hergestellt; ich erwähnte bereits S.34 dass sich bei den Beutler-Neonaten eine offene sagittale Spalte vorfindet (Abb. 13), sodass die Luftpassage vom Ductus nasopharyngeus via Larynx zu Trachea und Lunge möglich ist. Bei den *Eutheria*-VF-Stadien hingegen findet Lösung der transitorischen Kehlkopfverwachsung eben statt.

c. *Gesamtsituation bei Geburt*

Die VF-Stadien der *Eutheria* sind also etwas besser differenziert als die Beutler-Neonaten. Über die Lebensfähigkeit derartiger Feten als auf früheren stammesgeschichtlichen Stufen eben zur Welt kommenden Entwicklungsstadien können deshalb wohl kaum Zweifel bestehen. Man könnte gegen die Hypothese von einem in VF stattgehabten früheren Geburtszeitpunkt aber einwenden, die

Eutheria-Vorfahren hätten nicht dieselben günstigen Voraussetzungen gehabt wie die *Marsupialia*, wo die ständig an der Zitze hängenden Jungen durch den Beutel vor störenden Umweltseinflüssen bewahrt werden.

Nun sind aber eben die primitivsten Beutler noch nicht im Besitze eines Marsupiums und weisen dazu eine noch dürftigere Neonaten-Situation auf als zum Beispiel *Didelphis virginiana*. Verschiedene beutellose *Marmosa*-Arten schleppen ihre Brut an den Mammae hängend so lange mit sich herum, bis sie nach 40 bis 60 Tagen einigermassen sich selbst überlassen werden kann. Die Möglichkeit ähnlicher Anfangsbedingungen auch bei den *Eutheria*, beziehungsweise bei ihren Vorfahren, sehe ich durch folgende Beispiele belegt. BLAIR (1941) berichtet über *Baiomys*, einen Nager, der mit weniger als 20 Tagen Tragzeit und mit ebenso rascher postnataler Entwicklung wie *Mesocricetus auratus* ursprüngliche Fortpflanzungs- und Entwicklungsverhältnisse beibehalten hat. Die Jungen heften sich kurz nach Geburt an die Zitzen der Mutter und bleiben hier ohne Unterbruch während 19 bis 22 Tagen. Die Versicherung des Autors, dass er dieses Verhalten während der ganzen Zeit verfolgt habe, spricht für die Besonderheit der Beobachtung. Lösen von den Zitzen und Entwöhnung geschehen gleichzeitig. Es gibt weitere Fälle, die dafür sprechen, dass „fixierte Laktation" in der Stammesgeschichte der *Eutheria* mit Zähigkeit beibehalten werden kann. Es ist dies vor allem auffällig bei der Gattung *Neotoma*, deren Vertreter den Dehnungsstatus erreicht haben dürften und Junge von etwa 60 mm SST und 10—15 g Gewicht, das ist das doppelte bis dreifache des Gewichts eines *Rattus*-Neonatus, zur Welt bringen. RICHARDSON (1943) berichtet von *Neotoma albigula*, dass das einzige Junge nach Geburt die meiste Zeit bewegungslos an der Zitze hängend zubringt. Das Laktationsorgan wird nur losgelassen, wenn es gegen ein anderes ausgetauscht werden soll. Die bei Geburt bereits durchgebrochenen Inzisivi sind zu seinem Schutz nach innen umgebogen. *Neotoma fuscipes* schleppt an den Zitzen bis drei Junge mit sich herum. Auch über *Neotoma magister* wird von POOLE (1940) berichtet, dass die Jungen sich während 21 Tagen ununterbrochen an den Zitzen festhalten. Ihr Verlassen fällt wie im Falle von *Baiomys* mit der Entwöhnung zusammen. Für die Insektenfresser habe ich Angaben von Zitzenfixierung der Jungen nicht gefunden. Das erstaunt insofern, als sich auch hier noch sehr ursprünglich gebliebene O-Typen finden *(Cryptotis parva, Talpa europaea)*. Bei den Fledermäusen dürfte das Festhalten der Jungen an den Zitzen mit der hängenden und fliegenden Lebensweise in Zusammenhang zu sehen sein.

Andere ähnliche Fälle können wahrscheinlich nicht im Sinne einer Beibehaltung sehr ursprünglicher Verhaltensweisen zur Aufzucht unentwickelter Nestlinge gedeutet werden. Oft werden die Jungen nämlich auch dann an den Zitzen hängend von ihrer Mutter mitgeschleppt, wenn diese aufgestört wird: bei *Apodemus sylvaticus* und *A. flavicollis* n. DIETERLEN (1963), *Dipodomys nitratoides* n. CULBERTSON (1946), *Peromyscus nuttalli* n. GOODPASTER *et al.* (1954).

6. *Zusammenfassung*

Ich habe in diesem Kapitel nicht allein die Merkmale des von allen *Eutheria* durchlaufenen Lidverschluss-Stadiums darstellen, sondern vor allem die in andern Arbeiten (MÜLLER, 1969) geäusserte Vorstellung von einem frühen und eventuell frühesten, bei *Eutheria*-Vorfahren vorkommenden Geburtsstadium einlässlich begründen wollen. Diese Hypothese gründet sich also auf folgende Fakten und Überlegungen:

1. Stadium VF ist gekennzeichnet durch eben verschlossene Sinnesorgane, durch einen kurz vorher entstandenen sekundären Gaumen, durch eine hochgestellte Epiglottis sowie durch einen in Abbau befindlichen Mesonephros, einen funktionsbereiten Metanephros mit Glomeruli und durch eine Reihe weiterer Merkmale, die sich auch bei den im System höchststehenden Gruppen in gleicher Zuordnung finden.

Die Beutler-Geburtssituation lässt erkennen, dass von diesen Charakteristika besonders die Sinnesverschlüsse in Hinordnung auf eine unmittelbar bevorstehende Geburt entstehen. Bei den rezenten *Eutheria* treten die transitorischen Verwachsungen relativ zum rezent realisierten Geburtszeitpunkt viel zu früh auf, und es lässt sich eine unmittelbare Beziehung zur rezenten Geburtssituation nicht feststellen. Es liegt die Annahme nahe, es sei eine stammesgeschichtlich frühere Geburt von *Proto-Eutheria* bereits in VF erfolgt.

2. Dieses frühe bei fast allen *Eutheria* ontogenetisch noch als Lidverschluss-Stadium dokumentierte Stadium besitzt eine Gestaltorganisation, die jene der Beutler-Neonaten überschreitet.

3. Zugunsten einer Geburt in VF sprechen ferner Überlegungen zur Evolution der Viviparität. Auch die ersten lebendgebärenden *Proto-Eutheria* dürften ihre Jungen wohl nur während kurzer Zeit im Uterus behalten haben. Es erinnern die Entwicklungsdauern bis VF mit Werten von 13¼, 14½ und 17½ Tagen auffallend an die Tragzeiten der *Marsupialia.*

4. Die übereinstimmende Grösse des Stadiums VF bei Formen unterschiedlicher Adult-Ausmasse, verschiedenster Elevationshöhe und recht abweichender Entwicklungszeiten bis VF spricht für äusserst konservative Bewahrung der früheren Verhältnisse.

5. Die Fortpflanzung der Vorfahren unserer rezenten *Eutheria* dürfte zu charakterisieren sein durch didelphisähnliche grosse Jungenzahlen von 12 und darüber und durch Neonati, welche Grösse und Organisation von VF aufwiesen und intensive Brutpflege verlangten.

II. Gestaltstadium Eu-NH und Übergangsstadien

Für einen nach VF erfolgenden Geburtszeitpunkt fehlen den Feten direkte Gestalt-Indizien, wie wir sie für Stadium VF in Form der transitorischen Verwachsungen angetroffen haben. Die recht unterschiedlichen, zwischen VF und MAB vermittelnden Gestaltmerkmale rezenter Neonaten lassen auf eine kontinuierliche Verschiebung des Geburtstermins schliessen. Auffallend bleibt dabei der Umstand, dass die Mehrzahl der Eu-NH-Vertreter sich bei den *Rodentia* und *Insectivora* vorfindet.

1. *Charakteristik der Geburtssituation Eu-NH*

Ich bezeichne mit Eu-NH ein Gestaltstadium mit einem gegenüber VF und MAB mittleren Merkmalskorrelat (Tabelle 3), das bei primitiven *Eutheria*-

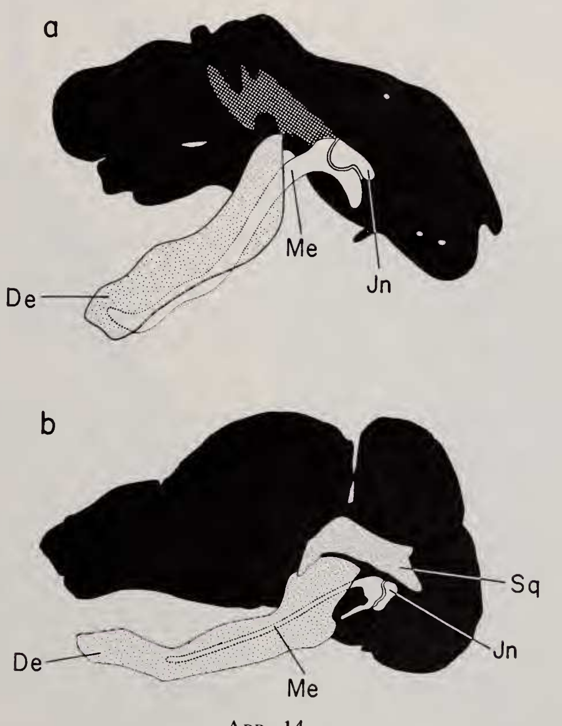


Abb. 14.

Zustand der Kiefergelenke: Stadium VF und Eu-NH.
a: Die Neonaten der *Marsupialia* (*Perameles* n. ESDAILE 1916) und Stadium VF der *Eutheiar* besitzen erst ein primäres KG ohne Gelenkspalte. Das Dentale (De) als Teil des künftigen SKG ist in Bildung, das Squamosum ist nicht oder nur in erster Anlage vorhanden; *b:* der Neonatus der Stufe Eu-NH weist neben dem primären auch ein sekundäres KG auf Der Meckelsche Knorpel (Me) reicht nicht mehr ganz rostral wie in VF (*a* n. ESDAILE 1916, *b* n. de BEER 1937).

Nesthockern bei Geburt realisiert sein kann. Aus Tabelle 5 mit den wenigen bekannten Zeitplänen ist ersichtlich, dass die zwischen VF und Eu-NH liegende Periode äusserst kurz ist. Sie beträgt bei Formen mit ursprünglich gebliebener Entwicklungsgeschwindigkeit wie *Mesocricetus auratus* und *Rattus norvegicus* rund $^1/_5$ der Zeit, die zur Ausbildung des Stadiums VF benötigt wird. Trotz dieser kurzen Spanne erfolgen Änderungen von beträchtlichem Ausmass: die

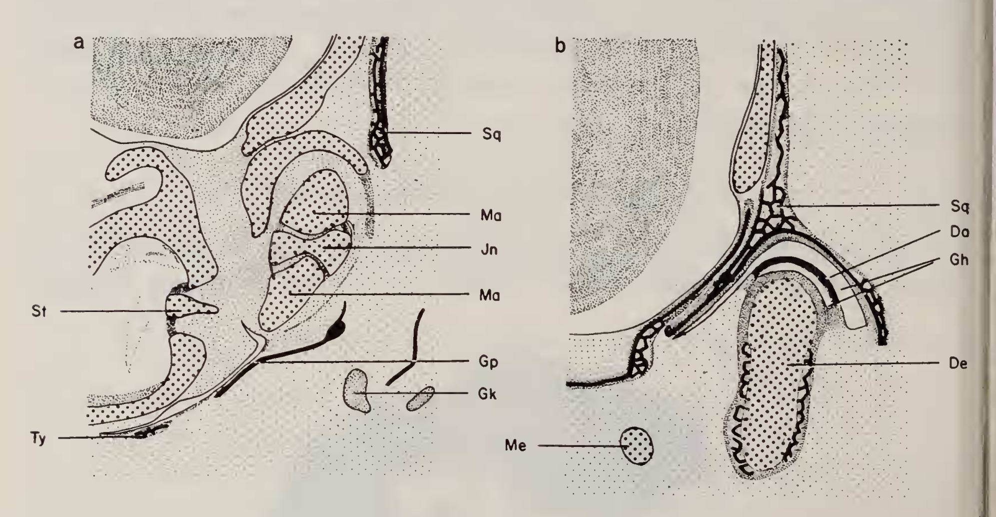


Abb. 15.

Primäres und sekundäres Kiefergelenk in Eu-NH: Neugeborener *Mesocricetus auratus* (16 ET). *a:* Das in der Ontogenese zuerst entstandene primäre KG besitzt noch keine Gelenkspalte; *b:* zwischen Squamosum und Dentale des SKG hat sich ein Discus articularis gebildet. Da: Discus articularis, De: Dentale, Gh: Gelenkhöhle, Gp: Gehörgangplatte, Go: Goniale, In: Incus, Ma: Malleus, Sq: Squamosum, St: Stapes, Ty: Tympanicum.

Grösse der Feten wächst auf etwa das doppelte bei *Sciurus vulgaris, Rattus norvegicus, Erinaceus europaeus*; das Dentale entwickelt Gelenk- und Kronfortsatz; im Unterschied zu VF mit nur primärem KG liegt nun ausserdem ein sekundäres vor mit Discus articularis und doppelter Gelenkspalte (Abb. 14, 15); die Ersatzossifikation chondrocranialer Einheiten hat eingesetzt. Zum mittleren Merkmalskorrelat rechne ich hinsichtlich der Verknöcherung ausser den primären Knochenzentren in Stylo- und Zeugopodium solche in den Metacarpalia 2—5, den Metatarsalia 2—5 und den Endphalangen 2—5. Im Kopf liegt das Deckknocheninventar nun vollständig vor; Ersatzossifikation findet sich in der Ala temporalis, im Supra-, Ex- und Basioccipitale und eventuell in andern Einheiten; knorpelig liegen vor die Ohr- und Nasenkapsel und die Gehörknöchelchen.

Von peripherer Keratinisierung im Meatus acusticus abgesehen (Abb. 16) sind die Sinnesverschlüsse gegenüber VF noch unverändert. Hingegen hat dort, wo in VF eine Lippenverwachsung ausgebildet wird, ihre Öffnung vor und in Eu-

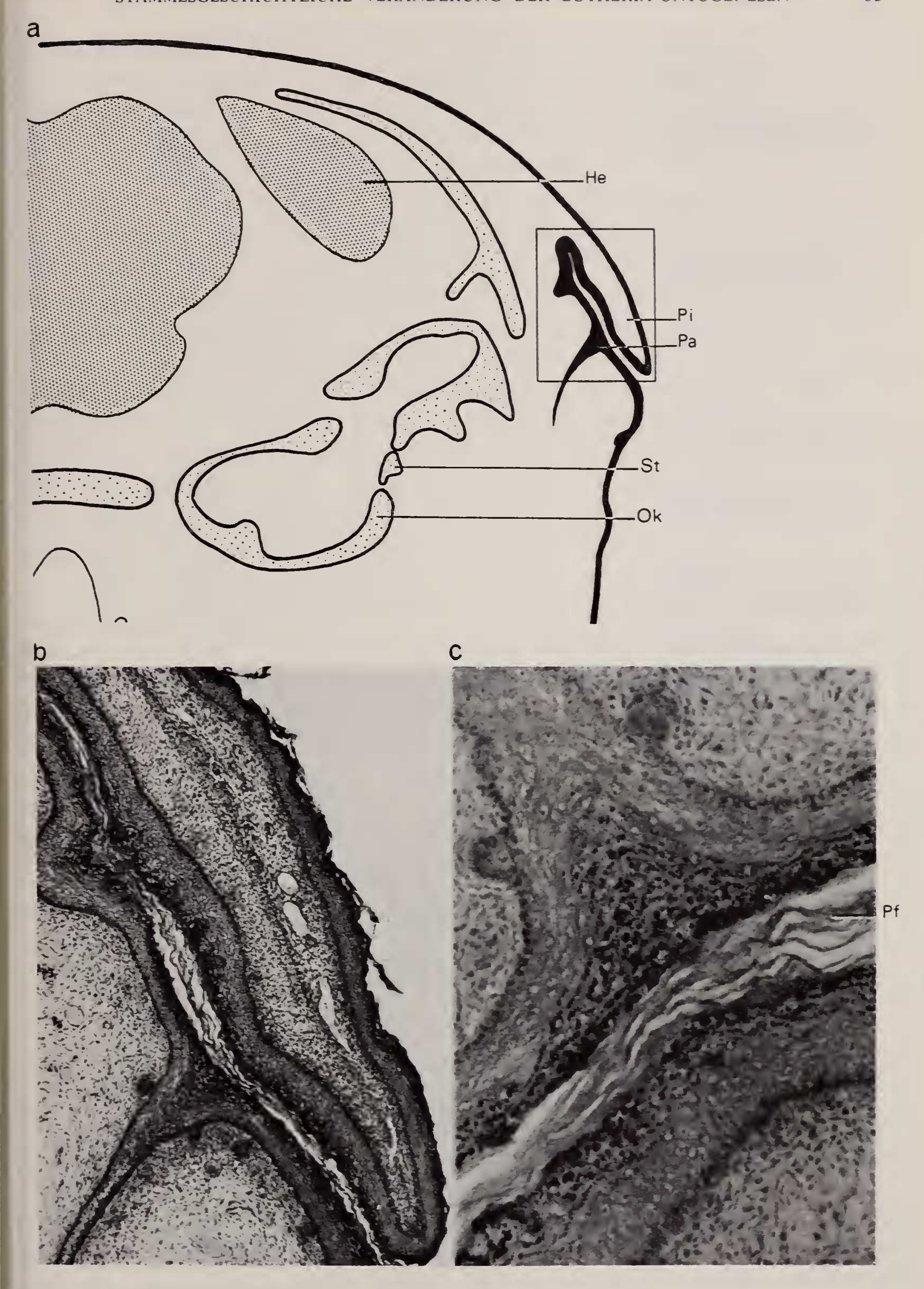


ABB. 16.

Kopfquerschnitt mit Ohrmuschel und Porus acusticus externus der neugeborenen Ratte. *a:* Übersicht; *b:* Pinna (Pi) und Kopfintegument; *c:* Porus acusticus externus (Pa). Abbildung 16 *c* gegenüber *b* um 90° gedreht.
He: Hemisphärenende, Ok: Ohrkapsel, Pf: Peridermfetzen, St: Stapes.

TABELLE 12

Nesthocker verschiedener Gestalt- und Cerebralisationsstufen

	EU-NH-NESTHOCKER DER CEREBRALISATIONSSTUFE 1 *Mesocricetus auratus* BEATTY et al. (1950)	*Rattus norvegicus* STRONG (1925/26)	*Talpa europaea* GODET (1951), PARKER (1885)	*Erinaceus europaeus* PARKER (1885)	*Chaetophractus villosus*	*Mus musculus* CURGY (1965)	EU-NH-NESTHOCKER DER CEREBRALISATIONSSTUFE 2 *Sciurus vulgaris*	HÖHERE GESTALTSTADIEN DER CEREBRALISATIONSSTUFE 1 *Tupaia glis* ALTNER (1968), SPATZ (1964)	*Oryctolagus cuniculus* GAETZI (1969), FRICK (1955) HOYTE (1961)	HÖHERE GESTALTSTADIEN DER CEREBRALISATIONSSTUFE 4 *Ursus arctos*	*Ursus arctos ferox*	MAB-NESTHOCKER DER CEREBRALISATIONSSTUFE 1 *Tenrec ecaudatus*, PARKER (1885)	*Echinops telfairi*	MAB-NESTHOCKER HÖHERER CEREBRALISATIONSSTUFEN *Felis domestica*, CURGY (1965)	*Canis familiaris* CURGY (1965)
Metacarpalia 2—5 in Ossifikation	2 –4	+	—	+	2,3	+	+	+	+	+			+	+	+
Metatarsalia 2—5 mit verknöchernden Diaphysen	+	+	—	+	2-5	1—5	+	+	+	+			+	+	+
Endphalangen der Hand ossifiziert	2—5	1—5	+	+	+	1—5	+	+	+	+			+	+	+
Endphalangen der Zehen ossifiziert	1—3	1—5	+	+	+	1—5	+	+	+	+			+	+	+
Mittlere Phalangen: Hand	—	—	—	—	2	2—5	—	+	+	+			+	+	+
Mittlere Phalangen: Fuss	—	—	—	—	—	2—5	—	+	+	+			+	+	+
Proximale Phalangen: Hand	—	—	—	—	1,2	2—5	—	+	+	+			+	+	+
Proximale Phalangen: Fuss	—	—	—	—	—	1—5	—	+	+	+			+	+	+
Calcaneus (Ca), Talus (Ta) mit Ossifikation	—	—	—	—	—	Ca	—	Ca, Ta	Ca, Ta	Ca			Ca, Ta	Ca, Ta	Ca, Ta
Carpus unverknöchert	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	+	+
Ohrkapsel in Ossifikation	—	—	—	—		—	—	Beginn	Pars cochlearis	Kaum	Teilweise ossifiziert		+	+	+
Nasenkapsel knorpelig	+	+	+	+		+	+	Beginn der Ossifikation	Beginn der Ossifikation		+	—			
Malleus knorpelig	Leichte Ossifikation	+	+	Leichte Ossifikation			+	—	—	—	+	—	—	—	
Incus knorpelig	+	+	+	+		+	+	—	—	Fast vollständig knorpelig	+	—	—	—	
Gelenkspalte zwischen Malleus und Incus	—	—	+	—		—	—	+							

NH eingesetzt. Das Integument dieser Geburtsstufe ist in allen mir begegneten Fällen noch nackt, wenn wir von den Vibrissen der Schnauzenpartie absehen. Durch ein haarloses Integument zeichnet sich aber auch Tupaia glis aus (SPRANKEL, 1959), die n. SPATZ (1965) und ALTNER (1969) bei Geburt schon weiter entwickelt ist als Nesthocker der Stufe Eu-NH.

Tabelle 12 zeigt detailliert, dass das oben erwähnte Merkmalskorrelat bei Geburt realisiert wird von *Mesocricetus auratus*, *Rattus norvegicus*, *Sciurus vulgaris* und *Erinaceus europaeus*. *Talpa europaea* ist etwas weniger differenziert; *Mus musculus* überschreitet die Stufe Eu-NH. Es zeigen diese Fälle, dass innerhalb eines übereinstimmend in Erscheinung tretenden O-Typus eine leichte Verbesserung der Geburtsgestalt stattfindet. Wir sehen das noch deutlicher, wenn wir weitere Nesthocker auf ihre Ossifikationsmerkmale prüfen. Tabelle 12 dokumentiert für *Echinops telfairi*, *Tupaia glis* und *Oryctolagus cuniculus* ein deutliches Überschreiten der Stufe Eu-NH; diese Neonaten unterscheiden sich von *Felis domestica* dadurch, dass ihr Malleus noch nicht vom Meckelschen Knorpel getrennt ist. Der neugeborene *Ursus arctos* zeigt bei Geburt Ossifikationsmerkmale, die jenen von *Mus musculus* vergleichbar sind.

Tabelle 12 sondert die Nesthocker ausserdem nach ihrem Adult-Cerebralisationsgrad. Es zeigt sich, dass Neonaten der Stufe Eu-NH im Falle von *Sciurus vulgaris* und vielleicht auch anderer *Sciuridae* adult höher cerebralisiert sind als normale Nesthocker. Wir werden diese Ausnahme zur Praezedenzregel von PORTMANN im Kapitel zur Cerebralisation besprechen. Häufiger und innerhalb der Gruppe als Regel kommt die Kombination einer dürftigen Geburtsgestalt mit hoher Adult-Cerebralisation vor bei den *Fissipedia*. Wir werden im speziellen Teil sehen, dass diese *Carnivora*-Gruppe sich dadurch auszeichnet, dass die Nesthocker relativ zur Cerebralisationsstufe als Frühgeburten zur Welt kommen mit besonders auffälliger Hilflosigkeit und langdauernder postnataler Unreifephase. Die neugeborenen Bären zum Beispiel zeichnen sich *Rattus* gegenüber durch viel grössere Unbeholfenheit aus, entsprechen ihre Bewegungen n. RIESE (1943) doch erst etwa jenen eines VF-Stadiums der Ratte n. ANGULO y GONZALEZ (1932).

2. *Gestaltstufe Eu-NH als intrauterin durchlaufenes Ontogenese-Stadium*

Viele der bekannten *Eutheria* durchlaufen Gestaltstadium Eu-NH intrauterin, da sie wegen ausgedehnter Tragzeitverlängerung auf späterer Entwicklungsstufe zur Welt kommen. Abbildung 17 zeigt uns den Habitus zweier derartiger Beispiele: *Cavia cobaya* (17 *a*) und *Lepus europaeus* (*b*) mit gegenüber ihrem VF-Stadium doppelter Länge. Neben dieser starken Grössenzunahme fallen Änderung der Proportionen sowie bessere Differenzierung der Pinna und der Extremitäten auf. Das nackte Integument ist relativ zur Situation bei *Mesocricetus auratus* (*c*) mit Geburt in Eu-NH noch wenig entwickelt, lediglich die als warzenartige



Abb. 17.

Habitus von Eu-NH-Stadien.
a : Lepus europaeus 54 mm; *b : Cavia cobaya* 52 mm, 38 ET; *c : Mesocricetus auratus* vor Eu-NH, 14 ET; *d: Dasyurus quoll* 20 mm, 36 TT (n. HILL+al. 1955); *e : Rattus norvegicus*, Neonatus.

Gebilde das Integument vorwölbenden Vibrissenanlagen sind gut sichtbar. Das in die Abbildung einbezogene Beuteljunge von *Dasyurus quoll* (*d*) ist von ähnlichem Habitus.

Jene *Eutheria*, die bereits in VF gegenüber den allgemein realisierten Verhältnissen Abweichungen aufweisen, behalten sie im Laufe der weiteren Ontogenese bei, sodass auch bezüglich Stadium Eu-NH eine Ausnahmesituation vorliegt. Das gilt für die Paarhufer und für *Homo sapiens*.

Menschliche Feten erreichen Eu-NH-Merkmale in den Gliedmassen bei SST-Längen von etwa 49/50 mm, während im Kopf die Merkmale von VF vorliegen. Der von SCHAEFER i. BLECHSCHMIDT (1963) dargestellte Fetus mit Ossifikation der Metacarpalia 1—5, der vorderen Grundphalangen 1—4, der Metatarsalia 1—5 sowie der Endphalangen beider Gliedmassen zeigt sogar bereits ein Überschreiten von Eu-HN. In CURGY (1965) ist für die Vorderextremitäten eines gleichlangen Stadiums von 49 mm Verknöcherung der Metacarpalia 2—5 und der Endphalangen 1—5 angegeben, für die Füsse sind Merkmale leider nicht angeführt.- Im Kopf tritt Eu-NH-Organisation erst etwa bei 100 mm SST auf. Der von REINBACH (1963) bearbeitete Fetus von 93 mm ist ihr schon nahe: die Ersatzossifikation hat Ex-, Basi- und Supraoccipitale erfasst. Bei einem wenig mm längeren von NOBACK (1944) beschriebenen Stadium von 105 mm haben die Extremitäten die Eu-NH-Organisation bereits beträchtlich überschritten, indem vorn und hinten schon alle Phalangenglieder ossifiziert vorliegen. Wir werden auf weitere Einzelheiten im 4. Teil näher eingehen und dort auch sehen, dass nach dem Durchlaufen der eben besprochenen Unterschiede in Stadium MAB schliesslich eine Merkmalszuordnung besteht, wie wir sie für andere *Eutheria* kennen.

Abweichungen stellen wir sodann für die *Perissodactyla* fest. Auch hier wird Organisation Eu-NH in Kopf und Gliedmassen nicht gleichzeitig erreicht. Das bereits für VF erwähnte Nachhinken in der Ausbildung der Kopfmerkmale wird beibehalten, und es beträgt der Unterschied zwischen Feten mit Gliedmassen- und solchen mit Kopf-Eu-NH-Merkmalen bei *Bos taurus* etwas mehr als 21 Tage.

3. *Vorkommen der Gestaltstufe Eu-NH als Geburtsorganisation*

Die Abkürzung Eu-NH weist darauf hin, dass das mit ihr gemeinte Stadium von *Eutheria*-Neonaten realisiert wird. Es findet sich die Eu-NH-Gestalt- als Geburtsstufe innerhalb der *Insectivora* ausser bei *Erinaceus europaeus* auch bei *Blarina brevicauda* n. Angaben von HAMILTON (1929) und wahrscheinlich bei *Sorex araneus* n. de BEER (1929). Bei den besser bekannten *Rodentia* dürfte sie von einer Grosszahl der Nesthocker realisiert werden. Ich zähle hier einige im speziellen Teil durch Autorenhinweise und andere Angaben näher dokumentierte Beispiele auf: *Rattus norvegicus*, *Mesocricetus auratus*, *Apodemus mystacinus*,

Baiomys taylori subater, Clethrionomys glareolus, Dipodomys heermanni tularensis, Peromyscus grossypinus, Meriones shawi, Citellus beechyi. Innerhalb der *Xenarthra* scheint lediglich *Chaetophractus* noch dieser Nesthocker-Gestaltstufe anzugehören;

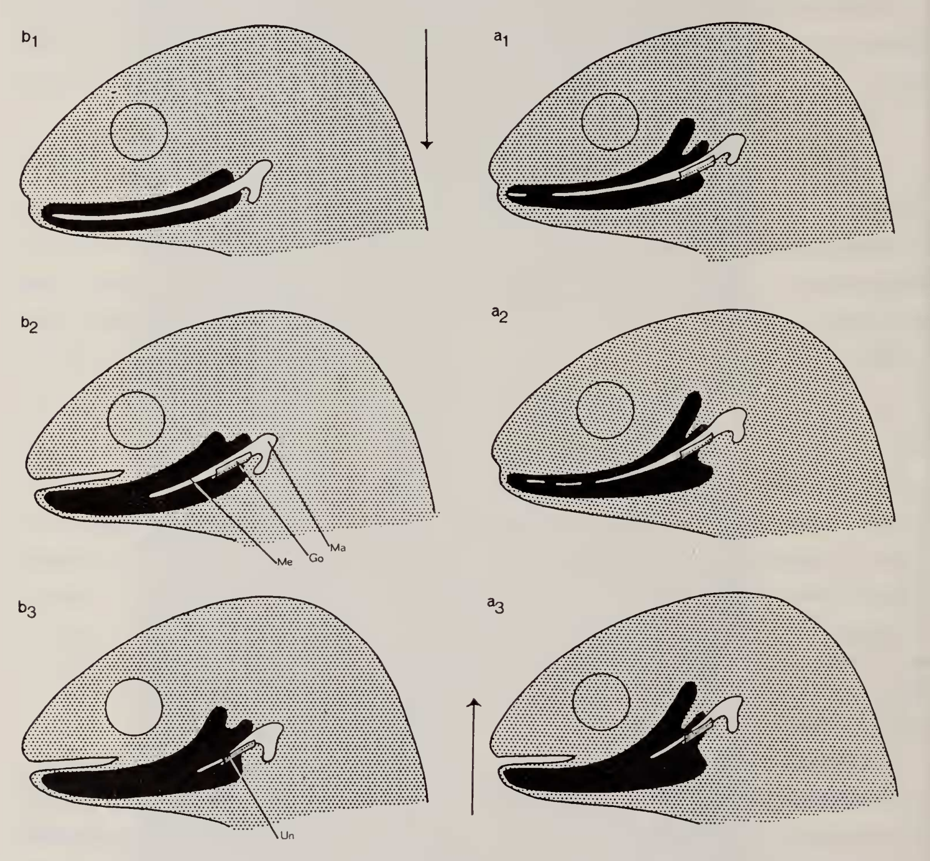


ABB. 18.

Rückbildung des Meckelschen Knorpels und der Lippenverwachsung bei *Marsupialia* und *Eutheria*.

Der MK der *Marsupialia* wird langsamer rückgebildet als jener der *Eutheria*. Wenn *Perameles* mit 10,5 und *Didelphis* mit 15 PN (a_1) die Organisation Eu-NH bereits überschritten haben, ist bei diesen Beutlern die Knorpelspange noch fast intakt. Bei den *Eutheria* findet sich ein vollständiger MK nur bis VF (b_1); zur Zeit der Organisation Eu-NH (b_2) ist dessen rostral der Augen sich befindlicher Abschnitt entweder bereits resorbiert oder ossifiziert. Die Lippenverwachsung der Beutler wird in MAB (a_3) gelöst; bei den *Eutheria* mit Lippenverschluss finden sich freie Lippen schon in Eu-NH. Abbildung a_{1-3} n. ESDAILE (1916) und NESSLINGER (1956).

die übringen bekannten Vertreter der Gruppe sind zu Nestflüchtern mit fortgeschrittenerer Geburtsorganisation evoluiert. Gestaltmässig stehen sodann einige Vertreter der *Fissipedia* diesem Merkmalskorrelat noch nahe. Ich erwähnte bereits den in Tabelle 12 aufgeführten Fall von *Ursus arctos*; ungefähr gleiche Ossifikationsmerkmale wie der Bären-Neonatus weist *Mustela nivalis* bei Geburt

auf; *Mustela* wird nach Angaben von HEIDT & al. (1968) nackt und mit einer SST-Länge von 44 mm geboren. Nach der Abbildung eines Aufhellungspräparates sind alle Phalangenglieder, die Metatarsalia und -carpalia diaphysisch ossifiziert, Tarsalia und Carpalia scheinen in knorpeligem Zustand vorzuliegen.

III. GESTALTSTADIUM MAB

Ich nenne diese dritte Gestaltstufe MAB wegen der eben realisierten Verselbständigung des Malleus. Unter Malleus-Ablösung ist dabei die im Gebiet des Goniale sich vollziehende Trennung des ursprünglichen Meckelschen Knorpels in den künftigen Malleus und einen Rest des Meckelschen Knorpels zu verstehen. Unter den Stadien, die als ontogenetische und stammesgeschichtliche Stufen auf dem Weg zur Nestflüchter-Geburtssituation durchlaufen werden, ist das hier vorliegende ein besonders wichtiges.

1. *Das Stadium MAB in der Ontogenese*

a. *Malleusablösung und Kieferfunktion*

In Stadium MAB wird in der Individualentwicklung die Grundlage wichtiger Funktionen realisiert: einerseits wird durch die Malleusablösung das primäre KG seiner akustischen Aufgabe freigegeben, anderseits dürfte das mit Gelenkspalte und Discus articularis versehene sekundäre KG Bewegungsfreiheit erreichen durch den Umstand, dass der bisher wohl blockierend wirkende Meckelsche Knorpel in MAB stark zurückgebildet vorliegt.

Möglichkeiten zu Aussagen über den Funktionsbeginn geben zum Teil Gestaltkriterien fertiger Gelenke, zum Teil Beobachtungen über tatsächliche Betätigung (SKG: Fressen); Hinweise geben ausserdem theoretische Überlegungen.

Im allgemeinen treten Gelenke bei ihrer Fertigstellung dann in Funktion, wenn die nervösen Grundlagen zur Betätigung der sie bedienenden Muskeln ebenfalls vorliegen. Es spielt damit für den Funktionsbeginn nicht allein die Fertigstellung der Gelenke und Muskeln, sondern auch die Entwicklungsreife des Gehirns eine Rolle. Da deren Eintritt von der Hirn-Entwicklungsgeschwindigkeit abhängig ist und da für verschiedene Säuger je neue Differenzierungsgeschwindigkeiten vorliegen können (Teil 3), ist die Zeit zwischen Fertigstellung der Gelenke (vereinfachend MAB) und Funktionseintritt als verschieden lang zu erwarten. Wir werden bei den konkreten Beispielen lediglich als Extremfall die Situation antreffen, dass Funktionsanfang der Kiefergelenke und Malleusablösung zeitlich zusammenfallen.

Tabelle 13

Malleusablösung und postnatale Ereignisse

Material	Meatus in MAB offen	in MAB Gelenkspalte im primären KG	in MAB Mesenchym im Cavum tympani	Zeitpunkt von MAB	1. Hören: H 1. Fressen: F	Zeit des Augenöffnens	Laktationsdauer
Didelphis sp. um 35 PN	+	—	+	32 PN McClain (1939)	H 50 PN McClain (1939) F 90 PN McCrady (1938)	58 PN McCrady (1938)	90PN
Mesocricetus auratus	—	—	+	3 PN	F 12 PN Dieterlen (1961)	12 PN Mohr (1954)	
Mus musculus	— Roland (1934)	—	+	5½ PN	F 15 PN Mohr (1952)	12 PN Freye (1960)	20/30 PN Freye (19
Rattus norvegicus	—	im Entstehen	+	3½/4 PN	H 12 PN Dieterlen (1963) F 13 PN Mohr (1952)	14 PN Addison (1912)	21 PN Eckstein (1956)
Sciurus vulgaris 69 mm SST	+	—	+	Um 19 PN	F 44 PN Eibl-Eibesfeldt (1951)	28/30 PN Liebermann (1930)	7½/8 Wo Gewalt (1952)
Acomys cahirinus 31 mm SST	—	—	+	30½ ET	F 10/12 PN Joller (mdl.)	38 ET Dieterlen (1963)	3 Wo Dieterle (1961)
Tenrec ecaudatus 54 mm SST	+	—	+	Bei Geburt		8 PN ?	25/30 PN Eisenberc (1967)
Echinops telfairi 55 mm SST	+	—	+	Bei Geburt?	F 16 PN Honegger (1966)	9 PN Honegger (1966)	32 PN Gould et (1966)
Erinaceus europaeus	+	—	+	Nach 12 PN	F 25/26 PN Morris (1961)	14 PN Oeschger (mdl.)	42 PN Herter (1933)
Oryctolagus cuniculus Neonatus	+	bis 5 PN Hoyte (1961)	+ bis 10 PN	Kurz n. Geburt	F 11 PN	10 PN Nachtsheim (1935)	
Dasypus novemcinctus	+	+	—				
Mustela erminea	+	—	+	10 PN oder vorher	F 35 PN Psenner (1940)	40 PN Psenner (1040)	4 Wo Psenner (1940)
Felis domestica	+	—	+	Bei Geburt	H 8 PN Ellingson (1960) F 14 PN	14 PN	60 PN
Ursus arctos *U. americanus* *	+	beim Neo- natus —	b. Neo- natus +	postnatal	H 6/8 Wo * Schlott (1950)	26/29 PN Starck (1956)	1½ Jahre Dathe (1961)
Thalarctos maritimus					F 4 Mo Kostjan (1934)		
Tupaia glis	+	bei Geburt Spatz (1964)		19 PN Spatz (1967)	F 19 PN Sprankel (1961)	15/21 PN Sprankel (1961)	16/20 PN Sprankel (1960)
Callithrix jacchus, Frühgeburt	+	—	+	bei Geburt	F 28 PN Grüner et al. (1963)	praenatal	6 Mo Napier (1967)
Macaca irus (java- nica) 105 mm SST	+	—	+	praenatal		praenatal Nähe MAB	18 Mo Haddow (1952)
Pan troglodytes 71 mm SST				nach 71 mm		Beginn: 126 ET ? Abb. Schultz (1940)	1—1½ Jahı Haddow (1952) Goodall (1965)
Ovis aries Scott (1951)		50 ET		59 ET 125 mm SST	F 8 PN		

1. *Primäres Kiefergelenk*

Die Morphogenese des primären KG wird bei *Rodentia* und *Insectivora* erst etwas nach MAB abgeschlossen. Die Gelenkspalte zwischen Malleus und Incus (Tabelle 13) wird lediglich in zwei mir bekannten Fällen schon vor Malleusablösung gebildet: n. Spatz (1967) bei *Tupaia glis* und nach eigener Prüfung bei *Talpa europaea*. In den von Frey (1911) besprochenen Gruppen *(Chiroptera, Rodentia, Carnivora, Ungulata)* tritt bei vielen Vertretern eine durchgehende Gelenkspalte adult nicht mehr auf. Es soll dieser Umstand der Nichtverschiebbarkeit der beiden Gelenkelemente das Hören jedoch nicht beeinträchtigen. Deshalb dürfen wir dem späten Auftreten der Spalte vielleicht keine zu grosse Bedeutung zumessen. Zu einer abgeschlossenen Morphogenese der Gehörknöchelchen wird auch der Abbau des sie während der Ontogenese umgebenden Mesenchyms gehören; er geschieht n. Tabelle 13 in zahlreichen der untersuchten Fälle erst nach MAB.

Ausser einer abgeschlossenen Entwicklung der Gehörknöchelchen ist für eine Funktion natürlich auch jene des Cortischen Organs, der Cochlearis-Fasern und des Gehirns erforderlich. *Felis domestica* mit MAB bei Geburt zeigt n. Ellingson (1960) erste Reaktion auf Hörreize nach 7/8PN. Nach Pujol & al. (1968) ist Reizbeantwortung für Frequenzen von 500-2500 schon mit 2/3PN möglich. Zu dieser Zeit sind bei *Felis* die Zellen des Cortischen Organs der Cochlea-Basis reif; mit 8PN ist ihre Genese bis zur 3. Windung, mit 14PN bis zum Apex abgeschlossen. Nach Chaloupka (1968) erfolgt bei *Rattus* (mit MAB in 4PN) die Beantwortung akustischer Reize mit 14PN, bei *Cavia cobaya* sofort nach Geburt. Für *Didelphis virginiana* mit Malleusablösung um 32PN tritt n. Mc Clain (1939) Hören mit 50PN auf. In allen aufgeführten Fällen liegen Höreintritt und Augenöffnen nahe beisammen (Tabelle 13) während zu MAB ein beträchtlicher Abstand (*Rattus* 10 Tage) vorliegen kann.

2. *Sekundäres Kiefergelenk*

Die Morphogenese des SKG scheint schon in Eu-NH abgeschlossen; bei den meisten *Eutheria* sind zu dieser Zeit Discus articularis und doppelte Gelenkspalte vorhanden (Abb. 15). In einer Diskussion zum frühest möglichen Funktionseintritt muss ausser dem Zustand des Gelenkes an sich bei den Beutlern jener des mächtigen Lippenverschlusses und bei *Marsupialia* und *Eutheria* wohl auch die Länge des Meckelschen Knorpels beachtet werden. Während letzterer, vom Articulare abgesehen, n. Versluys (1936) bei den *Reptilia* zeitlebens als knorpeliger Stab im Unterkiefer erkennbar ist, erfährt er bei den Säugern bereits früh in der Ontogenese eine Rückbildung. Sie geht der Malleusablösung voraus bei den *Monotremata (Tachyglossus aculeatus)* und *Marsupialia (Didelphis virginiana, Perameles, Macropus griseus)* sowohl als bei den *Eutheria*. Bei den mir bekannten Vertretern der dritten Gruppe setzt der Abbau schon zwischen VF und Eu-NH

ein. Von dem zum Os mentale verknöchernden Abschnitt abgesehen, wird kurz nach Lidverschluss der Meckelsche Knorpel rostral der Augen resorbiert (Abb. 18 b_2). Zur Zeit der obenerwähnten Trennung zwischen Malleus und MK-Rest ist die Rückbildung noch weiter fortgeschritten. Im Falle von *Mus musculus*, *Acomys cahirinus* und *Erinaceus europaeus* reicht der verbleibende Knorpelrest noch etwa bis zur Eintrittsstelle des N.V_3 ins Dentale (b_3). Bei der neugeborenen *Tupaia glis*, welche der Gestaltstufe MAB näher steht als dem Stadium Eu-NH ist n. Angaben von Spatz (1967) der MK noch von beachtlicher Ausdehnung.

Es seien im Rahmen dieses kurzen Gestaltvergleichs auch die Verhältnisse beim Menschen geschildert. Die Malleus-Ablösung wird von Vinogradoff (1910) für ein Stadium von 180 mm tête-siège (um 152 ET) beschrieben; Moffett (1957) gibt für einen 10 Wochen älteren Feten an, dass der MK „between the mandible and the skull" sehr ausgedünnt sei. Es dürfte aus diesen beiden Angaben hervorgehen, dass beim Menschen die für niedere Formen in MAB charakteristische Situation mit einem bis zum Foramen mandibulare reichenden Rest des MK während längerer Zeit fast unverändert beibehalten wird.

Bei den *Marsupialia* geschieht n. Angaben der Autoren etwas langsamere Rückbildung. *Perameles* von 23 mm Gesamtlänge und 10½ PN mit leicht überschrittener Organisation Eu-NH weist n. Esdaile (1916) rostral lediglich einen kurzen Unterbruch des MK auf (a_1); bei einem Stadium von 35 mm Gesamtlänge und 17½ PN zerfällt der MK rostral in Einzelstücke (a_2). *Didelphis virginiana* von 31 PN hat n. McClain (1939) einen MK, der sich im ganzen Verlauf in Abschnitte gliedert. Ein eigenes Stadium von *Didelphis sp.* von etwa 35 PN realisiert den in Abbildung 17 a_3 schematisch dargestellten Zustand. Der MK ist innerhalb des Goniale unterbrochen; ein Reststück reicht noch bis zur Anlage des letzten Molaren.

Funktionsbeginn des SKG bereits zur Zeit der Malleusablösung ist für *Tupaia glis* dokumentiert. Spontanes Fressen tritt hier mit 19 PN auf, das Augenöffnen liegt um 15/21 PN (Sprankel, 1961). Bei den übrigen in Tabelle 13 aufgeführten Beispielen findet sich erstes Fressen zum Teil bedeutend später als die Malleusablösung aber in manchen Fällen zur Zeit des Augenöffnens, wie die theoretischen Überlegungen zum Funktionseintritt dies erwarten lassen können *(Mus musculus, Rattus norvegicus, Oryctolagus cuniculus, Mustela erminea, Felis domestica)*. Dieterlen (1961) erwähnt von *Mesocricetus auratus*, dass die Jungen unter günstigen Bedingungen ab 12/14 PN von der Mutter getrennt, d.i. selbständig fressend, weiterzuleben vermögen; das Augenöffnen ereignet sich bei 12 PN, die Malleusablösung fand hingegen schon 9 Tage früher statt.

TABELLE 14

Malleusablösung und Gliedmassenzustand

	Didelphis virginiana McCLAIN (1939), NESSLINGER (1956)	*Mus musculus* CURGY (1965)	*Rattus norvegicus* CURGY (1965)	*Mesocricetus auratus* BEATTY et al (1950)	*Sciurus vulgaris*	*Acomys cahirinus*	*Erinaceus europaeus*	*Echinops telfairi*	*Oryctolagus cuniculus*, falls MAB kurz n. Geburt	*Felis domestica* CURGY (1965)	*Mustela erminea*	*Procavia arborea* *	*Ovis aries* SCOTT (1951), CURGY (1965)	*Callithrix jacchus*	*Macaca ira*	*Gorilla gorilla* DENIKER (1886)	*Homo sapiens* RICHANY et al. (1954), CIUGY (1965)
Calcaneus ossifiziert	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+?	+	+	+	—	+
Talus ossifiziert	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	+?	—	+	—	+	+
beginnende Verknöcherung der Carpalia	—	+	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Epiphysen-Ossifikation	—	+	—	—	+	—	—	—	+	+	—	—	—	—	—		—

* Das untersuchte Stadium von *Procavia arborea* (104 mm SST) zeigt im Cavum tympani eine fortgeschrittenere Situation als die Fälle mit unmittelbar erfolgter Malleusablösung. Verknöcherung von Calcaneus und Talus ist somit nicht sicher auch schon in MAB realisiert.

b. *Weitere morphologische und physiologische Aspekte des Stadiums MAB*

Zur Zeit der Malleusablösung liegt ein bestimmter Extremitätenzustand vor (Tabelle 14), der wahrscheinlich nur deshalb nicht durchgehend ganz derselbe ist, weil bei höher cerebralisierten Formen die Gestaltprozesse sehr langsam ablaufen, so dass im Zeitpunkt der Malleus-Abtrennung erst ein Tarsus-Element mit einem Ossifikationszentrum versehen sein kann, während beim Zeitraffertempo der primitiven *Eutheria* der Verknöcherungskern des zweiten Elements bereits in Erscheinung tritt. Die Carpalia liegen noch knorpelig vor. Im Kopf ist die Ossifikation von Malleus und Incus fortgeschritten und die Ohrkapsel im Cochlea-Abschnitt verknöchert (Tabelle 3).

Ich habe früher erwähnt, dass die Integumententwicklung der *Eutheria* im Verlaufe der stammesgeschichtlichen Tragzeitverlängerung eine Verschiebung erfährt dergestalt, dass zur Zeit der Geburt sicher ein verhorntes Periderm und ein Stratum granulosum vorliegt. Für Stadium MAB als Geburtssituation kann ich von den untersuchten Formen her sagen, dass immer (wenn auch in manchen Fällen sehr feine) Behaarung vorliegt. Angaben zur Fellentwicklung, die zugleich solche zur Entstehung der Temperaturregulation enthalten, werden in Tabelle 15 aufgeführt. PICHOTKA (1964) macht darauf aufmerksam, das Erreichen der Homoiothermie stehe in Beziehung der Entwicklung des ZNS, da ja die Tiere auch in den Besitz anderer Funktionen kämen, „die mit der histologisch nachweisbaren Reifung des Nervensystems zusammenhängen wie der koordinierten Bewegung, der Fähigkeit zu zittern u.a.“. Die fast gleichzeitige Fertigstellung des Fells und Lösung des Lidverschlusses ist für die in Tabelle 15 dokumentierten Formen tatsächlich auffallend.

2. *Das Gestaltstadium MAB in der Phylogenese: Übergang vom Nesthocker zum Nestflüchter*

Wir definieren den Nestflüchter als eine Form, die mit offenen Augen zur Welt kommt; *Eutheria*, die vor Augenöffnen geboren werden, sind Nesthocker. Der phylogenetische Weg zum Nestflüchter besteht infolgedessen darin, dass der Fetus im Verlaufe einer stammesgeschichtlichen Tragzeitverlängerung so lange im Uterus zurückbehalten wird, dass bei Geburt die Augen eben offen sind. Es geschieht dabei die Einbeziehung der ursprünglich postnatal ablaufenden Entwicklungsprozesse in die intrauterine Phase in kleinen Schritten. Ich schliesse das aus dem je verschiedenen, jedoch geringfügig verschiedenen Ossifikationszustand von Nesthockern bei Geburt. Tabelle 12 zeigt uns einen kontinuierlichen Verknöcherungsfortschritt der Vertreter *Talpa*, *Mesocricetus*, *Mus*, *Tupaia*, *Echinops*. Wir können die Reihe nach Angaben von ALTNER (1969) vervollständigen mit *Microcebus murinus* und nach solchen von JOLLER (mdl.) für *Myotis myotis*, welche mit Ossifikationsbeginn im Carpus die Folge abschliesst.

TABELLE 15

Entwicklung der Temperaturregulation und des Integuments unter Berücksichtigung der Beutler Didelphis virginiana und Setonix brachyurus

	Temperaturregulation bei 1—10° vorhanden	Fell relativ vollständig	Augenöffnen
Didelphis virginiana	90/95 PN MORRISON (1962) 70 PN MCCRADY (1938)	60 PN MCCRADY (1938)	58 PN MCCRADY (1938)
Setonix brachyurus	120 PN SHARMAN (1959)	130/145 PN SHARMAN (1959)	140 PN WARING (1955)
Mus musculus	20 PN SUMNER (1913) 24 PN PINCUS et al. (1933)	15 PN FREYE et al. (1960)	12 PN FREYE et al. (1960)
Clethrionomys rutilus	17 PN MORRISON (1954)	7/10 PN MORRISON (1954)	10/11 PN MORRISON (1954)
Rattus	18—30 PN BUCHANAN et al. (1947)	14/16 PN	14 PN ADDISON (1912)
Mesocricetus auratus	19/23 PN HISSA et al. (1964) i. WITTKE (1964)		12 PN MOHR (1954)
Lemmus lemmus	6/11 PN MOUNT (1959, 1962, 1964) i. WITTKE (1967)	11 PN	10/12 PN FRANK (1962)
Erinaceus europaeus	31 PN EISENTRAUT (1935)	20 PN HERTER (1933)	14 PN HERTER (1933)
Felis domestica	16 PN WOLBURG (1957)	12 PN	14 PN
Canis familiaris	21 PN JENSEN et al. (1955)		14 PN

Nun ist dieser Übergang zum Nestflüchter bei den einzelnen Formen verschieden hinsichtlich der notwendig werdenden stammesgeschichtlichen Tragzeitverlängerung, weil das Augenöffnen bei den einen einem frühen, bei den andern einem späten und wieder andern irgend einem intermediären Gestaltstadium zugeordnet sein kann. Am geringsten muss sie bei jenen *Eutheria* sein, bei welchen Lösung des Lidverschlusses und fortgeschrittene Hirnorganisation mit MAB zusammenfallen. Das ist zum Beispiel der Fall bei *Lepus europaeus*. (Künftige Bezeichnung solcher Formen: MAB-Nestflüchter).

Wir kommen so im Zusammenhang mit der Gestaltstufe MAB sowohl auf Fragen der verschiedenartigen Zuordnung von Gestalt- und Hirnstadien (2. Teil) wie auf zeitliche Aspekte (3. Teil) zu sprechen.

Zusammenfassung des 1. Teils

Die Evolution des Ontogenesetypus bei den *Eutheria* besteht in einer Veränderung der Gestalt- und Cerebralisationsmerkmale der Neonaten. Der vorliegende Teil beschäftigt sich vor allem mit den Gestaltabwandlungen, welche die Nesthocker auf ihrem stammesgeschichtlichen Weg zum Nestflüchter durchlaufen. Es ergeben sich folgende Feststellungen:

1. die meisten *Eutheria*-Nesthocker kommen mit einem fortgeschritteneren Gestaltzustand zur Welt als die *Marsupialia*. Sie durchlaufen aber intrauterin bei Lidverschluss ein Stadium, das hypothetisch als Geburtsstadium von *Proto-Eutheria* beschrieben wird; es zeigt mit seinen zeitlichen und gestaltlichen Besonderheiten an, dass die viviparen *Proto-Eutheria* eine Startperiode durchlaufen haben dürften, die jener der rezenten Beutler ähnlich ist.

2. Unter den rezenten *Eutheria*-Nesthockern gibt es eine ganze Skala von gestaltlich je fortgeschritteneren Neonaten; das spricht für eine kontinuierliche Veränderung der Gestaltkomponente im Ontogenesetypus. Nesthocker mit bei Geburt eben abgelöstem Malleus (und jene mit noch weiter differenzierter Gestalt) werden als Übergangsformen bezeichnet; es liegt in MAB nämlich eine Gestaltsituation vor, welche Aktualisierung von Nestflüchterverhalten ermöglicht, falls die Hirnentwicklung mit so grosser Geschwindigkeit abläuft, dass in MAB eine (durch das Augenöffnen nach aussen angezeigte) fortgeschrittene Hirnorganisation erreicht wird.

3. Die Evolution zum primitiven *Eutheria*-Nestflüchter erfolgt also in einer sukzessiven Verbesserung der Geburtsgestalt bis mindestens zur Organisation MAB.

Summary of part I

The evolution of the ontogenetic type in the Eutheria consists of a change in the morphological characters from body and brain of the newborn. The present part deals mainly with the body transformations in the newly born which the nidicoles have gone through on their evolutionary path to the nidifuge state. Following statements are made:

1. Most nidicolous Eutheria are born at a more advanced stage than the Marsupialia. During the period of joint eyelids they go through an intra-uterine stage that is hypothetically described as birth-stage of the Proto-Eutheria. With its chronological and morphological particularities, this stage shows that the viviparous Proto-Eutheria could have gone through a primary period resembling that of the recent Marsupialia.

2. Among the recent nidicolous Eutheria there are many degrees of more or less advanced birth-stages; this hints at a continous alteration of the morphological components in the ontogenesis type in this mind that a same species of Eutherians was born with successively more developed body organization. Those nidicoles with a detached malleus at birth: stage MAB (MAB = abreviation for the german notion Malleusablösung) (and those that are even more differentiated) are described as transition forms; a morphological situation exists in the MAB which allows the actualization of a nidifuge behavior, provided that the brain development is fast enough to reach a sufficient degree of organization (revealed outwardly by the opening of the eyes).

3. Evolution towards the primitive nidifuge Eutheria takes place by a gradual improvement of the body caracters at birth, up to at least the stage MAB degree of organization.

Résumé de la 1re partie

L'évolution du type ontogénique chez les Eutheria consiste en une modification des caractères morphologiques du corps et du cerveau des nouveau-nés. La présente partie traite avant tout de l'évolution des caractères du corps parcourue par les nidicoles sur leur voie phylogénétique pour aboutir aux nidifuges. Il en ressort les constatations suivantes:

1. La plupart des Eutheria nidicoles naissent à un stade de développement plus avancé que les Marsupialia. Au moment de la réalisation de la suture des paupières, ils passent par un stade intrautérin qui peut être hypothétiquement décrit comme étant le stade natal des Proto-Eutheria; il indique, tant par ses particularités morphologiques que chronologiques, que les Proto-Eutheria vivipares ont probablement du traverser une période primaire qui ressemble à celle des Marsupiaux récents.

2. Parmi les Eutheria nidicoles récents, on trouve une gamme entière de stades de développement chez les nouveau-nés; ce qui indiquerait une transformation continue des caractères morphologiques dans le type d'ontogenèse en ce sens qu'au cours de la phylogenèse une même espèce d'Euthériens naitra avec des caractères morphologiques toujours plus avancés. Les nidicoles à malleus détaché

à la naissance: stade MAB (MAB = abréviation pour l'expression allemande: Malleusablösung) (et ceux qui sont encore plus différenciés) sont désignés comme formes de transition; il existe en effet une situation morphologique dans ce stade, qui permet l'actualisation du comportement nidifuge, dans le cas où le développement de l'encéphale se déroule assez rapidement pour qu'une organisation avancée (indiquée à l'extérieur par l'ouverture des yeux) soit atteinte.

3. L'évolution vers l'Eutheria nidifuge primitif se produit donc par une amélioration graduelle de l'organisation morphologique du nouveau-né, au moins jusqu'au stade MAB.

LITERATUR

Adams, L. E. 1903. *A contribution to our knowledge of the mole Talpa europaea.* Mem. Manch. Lit. Phil. Soc. 47: 1-39.

— 1909. *Some notes on the breeding habits of the common mole.* Mem. Proc. Manch. Lit. Phil. Soc. 54: 1-9.

Addison, W. and H. How. 1921. *The development of the eyelids of the Albino Rat until the completion of disjunction.* Am. J. Anat. 29: 1—33.

Adolph, E. F. 1957. *Ontogeny of physiological regulations in the Rat.* Q. Rev. Biol. 32: 89-137.

Alcorn, J. R. 1940. *Life history notes on the piute Ground Squirrel.* J. Mammal. 21: 160-70.

Aldous, C. M. 1937. *Notes on the life history of the snowshoe hare (Lepus americanus).* J. Mammal. 18: 46-57.

Althaus, P. 1937. *Zur Ontogenie des Centetes-Gebisses.* Med. Dent. Diss., Bern.

Altner, G. 1968. *Histologische und vergleichend-anatomische Untersuchungen zur Ontogenie und Phylogenie des Handskeletts von Tupaia glis (Diard 1820) und Microcebus murinus (J. F. Miller 1777).* Inaug. Diss., Univ. Giessen.

Angulo y Gonzalez, A. W. 1932. *The prenatal development of behavior in the albino rat.* J. comp. Neurol. 55: 395-432.

Anson, B., T. Bast and S. Richany. 1955. *The fetal and early postnatal development of the tympanic ring and related structures in man.* Ann. Otol. Rhinol. Lar. 64: 802-23.

Arnold, E. 1928. *Das Primordialcranium eines Pferdeembryos von 3,6 cm SSL.* Gegenb. morph. Jb. 60: 1—60.

Arsdel, W. C. van and H. H. Hillemann. 1951. *The ossification of the middle and internal ear of the golden hamster (Mesocricetus auratus).* Anat. Rec. 109: 673-89.

Asdell, S. A. 1964. *Patterns of Mammalian reproduction.* 2. ed. Cornell University Press, New York.

Ask, F. 1908. *Über die Entwicklung der Lidränder, der Tränenkarunkel und der Nickkhaut beim Menschen.* Anat. H. 36: 191-279.

Barcroft, J. 1926. *Some observations on genesis of somatic movements in sheep embryos.* J. Phys. Cambr. 87: 73-78.

— and D. H. Barron. 1937. *Movements in midfoetal life in sheep embryos.* J. Phys. Cambr. 87: 73-78.

— *Movement in the mammalian foetus.* Erg. Phys. 42: 107-52.

BAST, T. H. 1930. *Ossification of the otic capsule in human fetuses.* Carn. Inst. Wash. 21: 53-82.

BEACH, F. A. 1939. *Maternal behaviour of the pouchless marsupial Marmosa cinerea.* J. Mamml. 20: 315-21.

BEAUX, O. de. 1923. *Studien über neugeborene Säugetiere.* Zool. Jb. Abt. Syst. 47: 331-78.

— 1930. *Studi sui neonati dei Mammiferi: Il neonato di Bradypus tridactylus.* Arch. zool. ital. 14: 35-82.

BECK, E. 1940. *Morphogenie der Hirnrinde.* Erg. ser. 1. i. BUMKE FOERSTERS *Hdb. Neurol.*

BEER, G. R. de. 1929. *The development of the skull of the shrew.* Phil. Trans. R. S .Lond. B 217: 411-82.

— 1937. *The development of the vertebrate skull.* Oxford. 1937.

— and J. H. WOODGER. 1930. *The early development of the skull of the rabbit.* Phil. Trans. R. S. Lond. B. 218: 373-414.

BELLMER, E. H. 1963. *The time of embryonic fusion of the malleus and incus of the guinea pig.* Am. Midl. Nat. 69: 426-34.

BEYERLEIN, L., H. H. HILLEMANN and C. van ARSDEL. 1951. *Ossification and calcification from postnatal day eight to the adult condition in the golden hamster.* Anat. Rec. 111: 49-61.

BLAIR, F. W. 1941. *Observations on the life history of Baiomys taylori subater.* J. Mamm. 22: 378-83.

BLECHSCHMIDT, E. 1960. *Die vorgeburtlichen Entwicklungsstadien des Menschen.* Karger, Basel.

— 1963. *Der menschliche Embryo.* Schattauer, Stuttgart.

BOEKER, H. 1932. *Beobachtungen und Untersuchungen an Säugetieren während einer biologisch-anatomischen Forschungsreise nach Brasilien.* Morph. Jb. 70: 1-66.

BOLK, L. 1911. *Zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Lippen.* Anat. H. 44: 227-72.

— 1926. *Vergleichende Untersuchungen an einem Fetus eines Gorillas und eines Schimpansen.* Z. Anat. Entwgesch. 81: 1-89.

BORN, G. 1893. *Die Entwicklung der Ableitungswege des Urogenitalapparates und des Dammes bei den Säugetieren.* Erg. Anat. Entwgesch. 3: 490-516.

BOSSY, J. et L. GAILLARD. 1963. *Les vestiges ligamentaires du cartilage de Meckel.* Acta anat. 52: 282-90.

BOVY, J. 1929. *Recherches sur le corps de Wolff et l'origine des connexions urogénitales chez la Souris.* Arch. Biol. 34: 139-74.

BOYER, C. 1948. *Development of the golden hamster Cricetus auratus, with special reference to the major circulatory channels.* J. Morph. 82: 1-38.

— 1953. *Chronology of development for the golden hamster.* J. Morph. 92: 1-39.

BOZZA, A. 1926. *Contributo alla conoszenza dello sviluppo delle palpebre e del sacco congiuntivale.* Arch. ital. Anat. Embr. 23: 675-90.

BRAUER, A. 1910a. *Über Embryonen des afrikanischen Rhinoceros* Sber. Nat. Freunde Berlin: 389-90.

— 1910b. *Kurze Mitteilung über einen Embryo des afrikanischen Elefanten.* Sber. Nat. Freunde Berlin. 273-74, 307.

BREMER, J. L. 1916. *The interrelationship of the mesonephros, kidney and placenta in different classes of mammals.* Am. J. Anat. 19: 263-90.

BROADBOOKS, H. E. 1952. *Nest and behavior of a short-tailed shrew, Cryptotis parva.* J. Mammal. 33: 241-43.

Brockmann, A. W. 1942. *Wirbelsäule und Becken menschlicher Keimlinge in der Zeit des zweiten Embryonalmonats.* Morph. Jb. 87: 370-438.

Broek, A. J. P. van den. 1911. *Zur Kasuistik junger menschlicher Embryonen.* Anat. H. 44: 275-304.

Broman, I. 1899. *Die Entwicklungsgeschichte der Gehörknöchelchen.* Anat. H. 11:

— 1919. *Über die Entwicklung und den Bau des Extremitätenskeletts der Robben nebst Bemerkungen über die Entstehung von Hypo- und Hyperphalangie bei den Säugetieren im allgemeinen.* Zool. 8.

Bruce, J. 1901/02. *Notes on the Wolffian body of higher Mammals.* Am. J. Anat. 1: 245-59.

Bruce, H. M. and E. Hindle. 1934. *The golden hamster Cricetus auratus Waterhouse. Notes on its breeding and growth.* Proc. Zool. Soc. Lond. 361.

Buchanan, A. R. and R. M. Hill. 1947. *Temperature regulation in albino rats correlated with determination of myelin density in the hypothalamus.* Proc. Soc. exp. Biol. Med. 66: 602.

Burkl, W. und G. Politzer. 1952. *Über die genetischen Beziehungen des Müllerschen Ganges zum Wolffschen Gang beim Menschen.* Z. Anat. Entgesch. 116: 552-72.

Burlet, H. M. de. 1913. *Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels II. Das Primordialcranium eines Embryo von Phocaena communis vòn 92 mm.* Morph. Jb. 47: 645-76.

— 1914. *Zur Entwicklungsgeschichte des Walschädels III. Das Primordialcranium eines Embryo von Balaenoptera rostrata (105 mm).* Morph. Jb. 48: 119-78.

— 1916. *IV. Über das Primordialcranium eines Embryo von Lagenorhynchus albirostris.* Morph. Jb. 49: 393-406.

— 1917. *V. Zusammenfassung des über den Knorpelschädel der Wale mitgeteilten.* Morph. Jb. 50: 1-18.

Carlens, O. 1927. *Beitrag zur Kenntnis der embryonalen Entwicklung des Extremitätenskeletts beim Pferd und Rind.* Morph. Jb. 58: 153-96; 368-430.

— 1928. *Beitrag zur Kenntnis der embryonalen Entwicklung des Beckenskeletts beim Pferd und Rind.* Morph. Jb. 60: 323-58.

Conaway, C. H. 1958. *Maintenance, reproduction and growth of the least Shrew in captivity (Cryptotis parva).* J. Mamm. 39: 507-12.

Chaloupka, Z., J. Zahlava, J. Myslivecek and J. Hassmannova. 1958. *Development of functional abilities of the auditory system. In: Ontogenesis of the Brain.* pp. 387-93. Charles Univ., Prague.

Curgy, J. J. 1965. *Apparition et soudure des points d'ossification des membres dans la série des Mammifères.* Mém. Mus. nat. Hist. nat. Paris. A. Zool. 32: 173-307.

Dathe, H. 1961 *a. Bemerkungen zur Aufzucht von Brillenbären, Tremarctos ornatus (Cuv.) im Tierpark Berlin.* Zool. Gart. N. F. 34: 105-133.

— 1961 *b. Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie des Braunbären Ursus arctos* L. Zoll. Gart. 25.

— 1966. *Einige Bemerkungen zur Zucht des Malaienbären Helarctos malayanus.* Zool. Gart. 32: 193-98.

Dejean, Ch., F. Hervouet, G. Leplat. 1958. *L'Embryologie de l'œil et sa tératologie.* Masson, Paris.

DAVIES, J. 1951. *Nephric development in the sheep with reference to the problem of the ruminant pronephros.* J. Anat. Cambr. 85: 6-11.

— 1952 *a. The anatomy of a twenty-two millimetre embryo of the african Rhinoceros (Rhinoceros bicornis).* Proc. zool. Soc. Lond. 122: 593-611.

— 1952 *b. Correlated anatomical and histochemical studies on the mesonephros and placenta of the sheep.* Am. J. Anat. 108: 263-290.

DIETERLEN, F. 1961. *Beiträge zur Biologie der Stachelmaus Acomys cahirinus dimidiatus.* Z. Säugetierk. 26: 1-13.

— 1963. *Vergleichende Untersuchungen zur Ontogenese von Stachelmaus (Acomys cahirinus) und Wanderratte (Rattus norvegicus). Beiträge zum Nesthocker-Nestflüchter-Problem bei Nagetieren.* Z. Säugetierk. 28: 193-227.

— 1965. *Von der Lebensweise und dem Verhalten der Felsenmaus, Apodemus mystacinus (Dandford+Alston 1877) nebst Beiträgen zur vergleichenden Ethologie der Gattung Apodemus.* Säugetierk. Mitt. 13: 152-61.

DITTRICH, L. 1961. *Zur Werfzeit des Eisbären (Ursus maritimus).* Säugetierk. Mitt. 9: 12-15.

DREWS, M. 1934. *Über Ossifikationsvorgänge am Katzen- und Hundeschädel.* Morph. Jb. 73: 185-237.

EALES, N. B. 1925. *External features, skin and temporal gland of a foetal african elephant.* Proc. zool. Soc. Lond.: 445-56.

— 1926. *The anatomy of the head of a foetal african elephant, Elephas africanus (Loxodonta africana).* Trans. R. Soc. Edinb.: 491-551.

— 1928. *The anatomy of a foetal african elephant, Elephas africanus (Loxodonta africana), the body muscles.* Trans. R. Soc. Edinb.: 609-42.

— 1950. *The skull of the foetal Narwhal Monodon monoceros L.* Phil. Trans. R. Soc. Lond. B. 235: 1-33.

EAST, E. W. 1931. *An anatomical study of the initiation of movement in rat embryos.* Anat. Rec. Phil. 50: 201-19.

EIBL-EIBESFELDT, I. 1950 *a. Über die Jugendentwicklung des Verhaltens eines männlichen Dachses (Meles meles L.) unter besonderer Berücksichtigung des Spieles.* Z. Tierpsychol. 7: 327-55.

— 1950 *b. Beiträge zur Biologie der Haus- und der Ährenmaus nebst einigen Beobachtungen an andern Nagern.* Z. Tierpsychol. 7: 558-87.

— 1951. *Beobachtungen zur Fortpflanzungsbiologie und Jugendentwicklung der Eichhörnchen (Sciurus vulgaris).* Zs. Tierpsychol. 8: 370-400.

EISENBERG, J. and N. MECKENHIRN. 1967. *The reproduction and rearing of tenrecoid insectivores in captivity.* Int. zool. Yearb. 8: 106-110.

ELLINGSON, R. J. and R. C. WILCOTT. 1960. *Development of evoked responses in the visual and auditory cortexes of kittens.* J. Neurophys. 23: 363-75.

ENCKE, W. 1965. *Aufzucht von Borstengürteltieren, Chaetophractus villosus.* Zool. Gart. 31: 88-90.

ESDAILLE, P. C. 1916. *On the structure and development of the skull and laryngeal cartilages of Perameles with notes on the cranial nerves.* Phil. Trans. B. 207: 439-79.

EVERSMANN, I. 1954. *Hormonale Regulierung bei der Nestbautätigkeit weisser Mäuse.* Ann. Univ. Sarav. 287-98.

EWETSKY, T. 1879. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges.* Arch. Augenheilk. 8: 305-56.

FAWCETT, E. 1910. *Description of a reconstruction of the head of a thirty-milimetre embryo.* J. Anat. Phys. 44: 303-311.

Fawcett, E. 1917 *a. The primordial cranium of Poecilophoca Weddelli (Weddells seal) at the 27 mm C. R. length.* J. Anat. 52: 412-41.

— 1917 *b. The primordial cranium of Erinaceus europaeus.* J. Anat. 52: 211-50.

— 1919. *The primordial cranium of Miniopterus Schreibersi at the 17 milimetre total length stage.* J. Anat. Phys. 53.

— 1921. *The primordial cranium of Tatusia novemcincta as determined by sections and models of the embryos of 12 mm and 17 mm C. R. length.* J. Anat. 55: 187-217.

— 1923. *The primordial cranium of Xerus (Spiny squirrel) at the 17 and 19 mm stages.* J. Anat. 57: 221-37.

Fein, J. 1903. *Die Verklebungen im Bereiche des embryonalen Kehlkopfs.* Arch. Laryng. 15: 94-113.

Fernandez, M. 1909. *Beiträge zur Embryologie der Gürteltiere.* Geg. Morph. Jb. 39: 302-34.

— 1915. *Über einige Entwicklungsstadien des Peludo (Dasypus villosus) und ihre Beziehung zum Problem der spezifischen Polyembryonie des Genus Tatusia.* Anat. Anz. 48: 305-27.

Findlay, G. H. 1944. *The development of the auditory ossicles in the elephant shrew, the tenrec and the golden mole.* Proc. zool. Soc. Lond. 114: 91-99.

Fischer, E. 1903. *Bau und Entwicklung des Carpus und Tarsus von Hyrax.* Jena. Z. Natur. w. 37.

Fitzgerald, A. 1935. *Rearing marmosets in captivity.* J. Mamm. 16: 181-91.

Flux, J. 1967. *Reproduction and body weights of the hare Lepus europaeus Pallas in New Zealand.* N. Z. J. Sci. 10: 357-401.

Frank, F. 1962. *Zur Biologie des Berglemmings.* Z. Morph. Oekol. Tiere 51: 87-164.

Fraser, E. A. 1920. *The pronephros and early development of the mesonephros in the cat.* J. Anat. Lond. 54: 287-304.

Frets, G. P. 1911/14. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Embryologie der Nase der Primaten.* III. *Die Regio ethmoidalis des Primordialcraniums mit Deckknochen von einigen Catarrhinen, Prosimiae und dem Menschen.* Morph. Jb. 44: 409-64, 45: 557-726, 48: 239-79.

Frey, H. 1911. *Vergleichend-anatomische Studien über die Hammer-Amboss-Verbindung der Säuger.* Anat. H. 44: 365-454.

Frick, H. und U. Heckmann. 1955. *Ein Beitrag zur Morphogenese des Kaninchenschädels.* Acta anat. 24: 268-314.

Gabé, M. 1967. *Le tégument et ses annexes.* Traité Zool. 16: 1-233.

Gätzi, V. 1969. *Ossifikation der Extremitäten des Kaninchens (Oryctolagus cuniculus).* Rev. suisse Zool. 76: 383-86.

Gaunt, W. A. 1961. *The development of the molar pattern of the golden hamster (Mesocricetus auratus W.) together with a reassessment of the molar pattern of the mouse (Mus musculus).* Acta anat. 45: 219-51.

— 1961. *The growth of the teeth and jaws in the golden hamster.* Acta anat. 47: 301-27.

Gersh, I. 1937. *The correlation of structure and function in the developing mesonephros and metanephros.* Contr. embryol. Nr. 153: 35-58.

Ginglinger und C. Kaiser. 1929. *Etablissement de la thermorégulation chez les homéothermes au cours du développement.* Ann. Physiol. biol. 5: 710-58.

Godet, R. 1949. *Recherches d'anatomie, d'embryologie normale et expérimentale sur l'appareil génital de la taupe.* Bull. Biol. Fr. Belg. 83: 25-111.

GOEPPERT, E. 1901. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes und seiner Umgebung mit besonderer Berücksichtigung der Monotremen.* Sem.zool. Forschr. 3/1: 537-632.

GOULD, E. and I. F. EISENBERG. 1966. *Notes on the biology of the Tenrecidae.* J. Mamm. 47: 660-86.

GRANGE, W. B. 1932. *Observations on the snowshoe hare, Lepus americanus phaenotus Allen.* J. Mamm. 13: 1-19.

GRAVES, A. P. 1945. *Development of the golden hamster Cricetus auratus Waterhouse during the first nine days.* Am. J. anat. 77: 219-52.

GRAY, I. E. 1868. *Notes on the foetus of an Elephant and of a Hippopotamus in the collection of the British Museum.* Proc. zool. Scc. Lond: 491-92.

GREGORY, P. W. 1930. *The early embryology of the rabbit.* Carn Inst. Wash. 125: 141-68.

GROENBERG, G. 1901. *Die Ontogenese eines niedren Säugerhirns nach Untersuchungen an Erinaceus europaeus.* Zool. Jb. Abt. 1/15: 261-384.

GROSSER, O. und R. ORTMANN. 1966. *Grundriss der Entwicklungsgeschichte des Menschen.* Springer. Berlin.

GUIEYSSE-PELLISSIER, A. 1937. *Etude de la disjonction des paupières de la jeune souris blanche.* Bull. Histol. appl. 14: 73-79.

HALL, V. E. and G. N. PIERCE. 1934. *Litter size, birth weight and growth to weaning in the cat.* Anat. Rec. 60: 111.

HALLER, G. 1922. *Über den Gaumen der amnioten Wirbeltiere. II. Über den Gaumen der Säugetiere.* Z. ges. Anat. Abt. 1, 64: 1-40.

HAMILTON, W. J. 1929. *Breeding habits of the short-tailed shrew Blarina brevicauda.* J. Mamm. 10: 125-39.

— 1944. *The biology of the little short-tailed shrew Cryptotis parva.* J. Mammal. 25: 1-7.

— 1956. *The early development of the golden hamster (Cricetus auratus).* J. Anat. 90: 395-416.

HANSON, J. R., B. J. ANSON, E. M. STRICKLAND. 1962. *Branchial sources of the auditory ossicles in man : II. Observations of embryonic stapes from 7 to 28 mm.* Arch. otolar. 76: 200-215.

HARE, W. C. D. 1961. *The ages at which the centers of ossification appear roentgenographically in the limb bones of the dog.* Am. J. vet. res. 22: 825-35.

HARMAN, M. and M. PRICKETT. 1931. *The development of the external form of the Guinea-Pig (Cavia cobaya) between the ages of eleven days and twenty days of gestation.* Am. J. Anat. 49: 335-73.

— 1932. *The development of the external form of the Guinea-Pig (Cavia cobaya) between the ages of 21 days and 35 days of gestation.* J. Morph. 54: 493-515.

HARMAN, M. and O. B. SAFFRY. 1934. *The skeletal development of the anterior limb of the Guinea-Pig (Cavia cobaya Cuv.) from the 25 day-embryo to the 161-day postnatal Guinea-Pig.* Am. J. Anat. 54: 315-31.

HASSELWANDET, A. 1903. *Untersuchungen über die Ossifikation des menschlichen Fuss-Skeletts.* Z. Morph. Anthr. 5: 438-508.

HEAPE, W. 1883. *Development of the mole.* Q. J. microsc. Sci. 23: 157-74.

HEDIGER, H. 1944. *Die Jugendentwicklung des Hamsters (Cricetus cricetus L.)* Ciba. Z. 93: 3327-3328.

HEIDT, G. A., M. K. PETERSEN, G. L. KIRKLAND. 1968. *Mating behaviour and development of least weasels (Mustela nivalis).* J. Mamm. 49: 413-19.

HENCKEL, K. O. 1927 *a. Das Primordialkranium der Halbaffen und die Abstammung der höheren Primaten.* Verh. anat. Ges. Jena 36: 108-15.

— 1927 *b. Zur Entwicklungsgeschichte des Halbaffenschädels.* Z. Morph. Anthr. 26: 365-83.

— 1928 *a. Das Primordialcranium von Tupaia und der Ursprung der Primaten.* Z. Anat. Entw gesch. 86: 204-27.

— 1928 *b. Studien über das Primordialkranium und die Stammesgeschichte der Primaten.* Morph. Jb. 59: 105-78.

— 1929 *a. Beiträge zur Entwicklung der Primatenhand.* I. *Zur Entwicklung der Makakenhand.* Morph. Jb. 61: 43-78.

— 1929 *b. Die Entwicklung des Schädels von Galeopithecus temminckii Waterh. und ihre Bedeutung für die stammesgeschichtliche und systematische Stellung der Galeopithecidae.* Morph. Jb. 62: 179-202.

— 1930. *Zur Entwicklungsgeschichte des Fuss-Skeletts von Tarsius spectrum* L. Morph. Jb. 64: 636-50.

HENNEBERG, B. 1937. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte der Wanderratte (Rattus norvegicus).* Jena.

HERTER, K. 1933 *a. Gefangenschaftsbeobachtungen an europäischen Igeln.* I. Zool. Jb. Syst. 65: 65-98.

— 1933 *b. Gefangenschaftsbeobachtungen an europäischen Igeln II.* Z. Säugetierk. 8: 195-218.

HESS, A. 1921. *Die Entwicklung des Lides beim Hausschwein.* Diss. med. vet. Zürich.

HESSER, C. 1926. *Beitrag zur Kenntnis der Gelenkentwicklung beim Menschen.* Morph. Jb. 55: 489-567.

HEUSER, C. H. and G. B. WISLOCKI. 1935. *Early development of the sloth (Bradypus griseus) and its similiarity to that of man.* Carn. Inst. Publ. 459: 1-13.

HEUSER, C. H. and G. L. STREETER. 1941. *Development of the macaque embryo.* Contr. Embryol. 29: 15-55.

HEUSER, C. H. and C. GILBERT. 1954. *Studies on the development of the baboon (Papio urinus). A description of two presomite and two late somite stage embryos.* Contr. Embryol. 35: 11-54.

HEUSER, C. H. and G. W. CORNER. 1957. *Developmental horizons in human embryos. Description of age group X, 4 to 12 somites.* Contr. Embryol. 36: 29-39.

HIGGINBOTHAM, A. S. and W. E. KOON. 1955. *Temperature regulation in the virginia opossum.* Am. J. Phys. 181: 69-71.

HILL, A. H. 1939. *Fetal age assessment by centers of ossification.* Am. J. Phys. Anthrop. 24: 251-72.

HILL, J. P. 1932. *The developmental history of the Primates.* Phil. Trans. Lond. 221 B: 45-178.

— R. H. BURNE. 1922. *The fetal membranes and placentation of Chiromys madagascariensis (with an appendix on the external characters of the foetus by R. I. POCOCK).* Proc. zool. Soc. Lond: 1145-70.

HILL, J. P. and M. TRIBE. 1924. *The early embryology of the cat (Felis domestica).* Q. J. microsc. Sci. 68: 513-602.

HILL, W. C. O. 1937. *The prenatal development of the grey langur, Semnopithecus priam thersites.* Spolia zeyl. 20: 211-51.

HINTZSCHE, E. 1940. *Über Beziehungen zwischen Placentarbau, Urniere und Allantois (nach Untersuchungen an Microcebus murinus und an Centetidae).* Z. mikr. anat. Forsch. 48: 54-107.

HISSA, R. 1968. *Postnatal development of thermoregulation in the Norwegian Lemming and the Golden Hamster.*

HIS, W. 1880/85. *Anatomie menschlicher Embryonen.* Leipzig.

HJELMANN, G. 1946. *Über die Embryonalentwicklung der Lungen des Ziesels (Citellus citellus).* Comment. biol. 9: 1-26.

HJORTSJÖ, C. H. 1960. *Aspects of gestation period and fetal development.* Forh. k. fysiogr. Sällsk. Lund 30: 71-78.

HOCHSTETTER, F. 1953. *Über die Entwicklung der Formverhältnisse des menschlichen Antlitzes.* Denkschr. Akad. Wien, Math: natw. Kl. 109: 1-26.

— 1954. *Wann beginnt bei menschlichen Keimlingen die Absonderungstätigkeit der Nieren.* Oest. Akad. Wiss. math. natw. Kl. 109,6: 1-6.

HONEGGER, R. E. und W. NOTH. 1966. *Beobachtungen bei der Aufzucht von Igeltanreks, Echinops telfairi Martin.* Zool. Beitr. 12: 191-218.

HONIGMANN, H. 1915. *Das Primordialkranium von Megaptera nodosa.* Anat. Anz. 48: 113-27.

— 1917. *Bau und Entwicklung des Knorpelschädels vom Buckelwal.* Zoologica 69: 1-85.

HOWES, G. B. 1889. *Rabbit with an intra-narial epiglottis, with a suggestion concerning the phylogeny of the mammalian respiratory apparatus.* J. Anat. Lond. 23: 263-72.

Additional observations upon the intra-narial epiglottis. ibid.: 587-97.

HOYTE, D. A. N. 1961. *The postnatal growth of the ear capsule in the rabbit.* Am. J. Anat. 108: 1-16.

HUBRECHT, AA. W. und F. KEIBEL. 1907. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Koboldmaki (Tarsius spectrum) und des Plumplori (Nycticebus tardigradus).* Jena.

HUISMAN, F. J. und D. de LANGE. 1937. *Tabellarische Übersichten der Entwicklung von Manis javanica Desm. Ontogenese der Wirbeltiere in Übersichten.* Ooshoek, Utrecht.

INGLES, L. G. 1941. *Natural history observations on the audubon cottontail.* J. Mamm. 22: 227-50.

INOUYE, M. 1912. *Die Entwicklung des sekundären Gaumens einiger Säugetiere.* Anat. H. 46: 104-81.

JACKSON, C. M. 1909. *On the prenatal growth of the human body and the relative growth of the various organs and parts.* Am. J. Anat. 9: 119-65.

— 1913. *Postnatal growth and variability of the body and of the various organs of the albino rat.* Am. J. Anat. 15: 1-68.

JAKOBFEUERBORN, H. 1908. *Die intrauterine Ausbildung der äusseren Körperform des Igels (Erinaceus europaeus L.) mit Berücksichtigung der Entwicklung der inneren Organe.* Z. wiss. Zool. 91: 382-420.

JENKINSON, J. W. 1911. *The development of the ear bones in the mouse.* J. Quart. Phys. 45: 315-17.

JENSEN, C. and H. E. EDERSTROM. 1955. *Development of temperature regulation in the dog.* Am. J. Phys. 183: 340-44.

JONES, C. 1967. *Growth, development and wing loading in the evening bat Nycticebus humeralis (Rafinesque).* J. Mammal. 48: 1-19.

JOST, A. 1948. *Recherches sur la différentiation sexuelle de l'embryon lapin.* Thèse, Paris.

— 1959. *Développement des foetus, accouchement et allaitement des rattes castrées en fin de gestation.* Arch. Anat. microsc. exp. 48: 133-140.

KAHLE, W. 1969. *Die Entwicklung der menschlichen Grosshirnhemisphäre.* Schriftenreihe Neurol. Bd. 1: 1-115. Springer, Heidelberg.

KALLIUS, E. 1897. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Kehlkopfes.* Anat. H. 9: 303-63.

KAHLMANN, H. und O. VON FRISCH. 1952. *Über die Beziehungen von Muttertier und Nestling bei kleinen Säugetieren.* Experientia 8: 221-23.

KANAN, C. V. 1959. *A study of the development of the auditory capsule of the chondrocranium of Ovis orientalis Gmelin.* Acta morph. neerl. scand. 2A: 353-64.

KEIBEL, F. 1906. *Die äussere Körperform und der Entwicklungsgrad der Organe bei Affenembryonen. Studien über Menschenaffen. Entwicklung und Schädelbau.* 9. Aufl., pp. 549-617.

— 1911. *Modelle eines Menschenfetus und zweier Affenfeten.* Anat. Anz. 38: 15.

— 1922. *Zur Entwicklungsgeschichte einer Grossfledermaus (Cynopterus marginatus).* Arch. mikr. Anat. 96: 528.

— und C. ELZE. 1908. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Menschen.* Leipzig.

KEIBEL, F. und F. P. MALL. 1910. *Handbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen.* Leipzig.

KEIL, R. 1906. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges vom Schwein mit besonderer Berücksichtigung des Verhaltens der fetalen Augenspalte.* Anat. H. 32: 1-87.

KERNAN, J. D. 1916. *The chondrocranium of a 20 mm human embryo.* J. Morph. 27.

KIESSELBACH, A. 1952. *Der physiologische Nabelbruch.* Ergebn. Anat. Entw. Gesch.-34: 83-143.

KIMEL, C. M. and F. KAVALIER. 1951. *Biochemical and physiological differentiation during morphogenesis.* J. comp. Neurol. 94: 257-65.

KINDAHL, M. 1941. *Die Entwicklung des Carpus und Tarsus bei Elephantulus myurus Johnstoni.* Z. mikr. anat. Forsch. Leipz. 50: 173-189. *Untersuchung einiger Entwicklungsstadien der Hand und des Fusses von Erianceus europaeus:* 458-64.

— 1942. *Einige Mitteilungen über die Entwicklung der Hand und des Fusses bei Talpa europaea.* Z. mikr. anat. Forsch. Leipz. 52: 267-73. *Beitrag zur Kenntnis der Entwicklung des Extremitätenskeletts bei Centetes ecaudatus und Ericulus setosus*: 322-333.

— 1948. *The embryonic development of the hand and the foot of Eremitalpa (Chrysochloris) granti BROOM.* C. R. Congr. intern. Zool. Paris: 334-37. Acta zool. Stockholm 30: 133-52.

— 1957. *On the development of the tooth in Tupaia javanica.* Acta zool. 10: 463-79.

— 1959. *Some aspects of the tooth development in Soricidae.* Acta odont. Scand. 17: 203-37.

— 1959. *The tooth development in Erinaceus europaeus.* Acta odont. Scand. 17: 467-89.

KOBLICK, H. 1929. *Beiträge zur Entwicklung der Primatenhand.* II. *Zur Entwicklung der Hand von Lemur catta.* Morph. Jb. 61: 452-56.

KOENIG, L. 1960. *Das Aktionssystem des Siebenschläfers (Glis glis L.)* Z. Tierpsychyl. 17: 427-505.

KÖRNER, F. 1939. *Über die Muskularisierung des Zwerchfells.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 109: 282-92.

KOIKE, K. 1924. *Die Herausbildung der äusseren Körperform und der Entwicklungsgrad der Organe bei einer javanischen Kleinfledermaus (Scotophilus temminckii)*. Z. Anat. Entw.-Gesch. 72: 510-44.

KOLIMANN, J. 1892. *Affenembryonen aus Sumatra und Ceylon*. Anat. Anz. 7: 335.

KOLLER, G. 1952. *Der Nestbau der weissen Maus und seine hormonale Auslösung*. Verh. dt. zool. Ges. Freib. 1952: 160-68.

KOSTJAN, E. J. 1934. *Eisbären und ihr Wachstum*. Zool. Gart. N. F. 7: 157-64.

KÜKENTHAL, W. 1889. *Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Waltieren*. Denkschr. med. natw. Ges. Jena III.

— 1895. *Über Rudimente von Hinterflossen bei Embryonen von Walen*. Anat. Anz. 10.

— 1897. *Vergleichend-anatomische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Sirenen*. Zool. Forschr. Austr. 4: 1-75.

— 1914. *Untersuchungen an Walen*. Jena Z. Naturw. 51: 1-122.

KÜPFER, M. und H. R. SCHINZ. 1923. *Beiträge zur Kenntnis der Skelettbildung bei domestizierten Säugetieren aufgrund röntgenologischer Untersuchungen*. Denkschr. schweiz. naturf. Ges. 59: 1-133.

— 1931. *Beiträge zum Modus der Ossifikationsvorgänge in der Anlage des Extremitätenskeletts bei den Equiden*. Denkschr. schweiz. naturf. Ges. 67: 1-352.

LANGE, D. de und H. F. NIERSTRASZ. 1932. *Tabellarische Übersicht der Entwicklung von Tupaia javanica Horsf.* Inst. intern. Embr., Utrecht.

LANGWORTHY, O. 1927 *a*. *Correlated physiological and morphological studies of the development of electrically responsive areas in the cerebral cortex of the opossum*. Contr. Embryol. 103: 151-75.

— 1927 *b*. *Histological development of cerebral motor areas in young kittens correlated with their physiological reaction to electrical stimulation*. Contr. Embryol. 104: 179-207.

— 1929. *A correlated study of the development of reflex activity in fetal and young kittens and the myelinization of tracts in the nervous system*. Contr. Embryol. 20: 127-71.

LATIMER, H. B. 1951. *The growth of the kidneys and the bladder in the fetal dog*. Anat. Rec. 109: 1-12.

LECHE, W. 1890. *Zur Charakteristik der extra-uterinen Entwicklung der Beuteltiere*. Verh. biol. Ver. Stockh. 2: 112-16.

LEICHTENTRITT, B. 1919. *Die Wärmeregulation neugeborener Säugetiere und Vögel*. Z. Biol. 69: 545-63.

LEIMGRUBER, C. 1939. *Le crâne primordial d'un embryon de Centetes ecaudatus*. Biomorph. 1: 545-85.

LEITCH, I., F. E. HYTTEN and G. B. BILLEWITZ. 1959. *The maternal and neonatal weights of some Mammalia*. Proc. zool. Soc. Lond. 133: 11-17.

LEJOUR, M-JEANTY. 1965. *Etude morphologique et cytochimique du développement du palais primaire chez le rat (complétée par des observations chez le lapin et l'homme)*. Arch. Biol. Liège 76: 97-168.

LESBRE, F. X. 1897. *Contribution à l'étude de l'ossification du squelette des mammifères domestiques*. Ann. Soc. agr. Lyon 5: 1-106.

LIMBERGER, R. 1925. *Beitrag zur Darstellung des Knorpelschädels vom Pferd*. Morph. Jb. 55: 240-69.

LINDAHL, P. E. 1948. *Über die Entwicklung und Morphologie des Chondrocraniums von Procavia capensis PALL*. Acta zool. Stockh. 29: 282-374.

LIPPMANN, R. von. 1940. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der menschlichen Vagina und des Hymen.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 110: 264-99.

LÖHLE, B. 1913. *Die Bildung des Gaumens bei Cavia cobaya.* Morph. Jb. 46: 595-654.

LORENZ, G. F. 1927. *Über Ontogenese und Phylogenese der Tupaia-Hand.* Morph. Jb. 58: 431-40.

LOW, A. 1910. *Further observations on the ossification of the human lower jaw.* J. Anat. Phys. 44: 83-93.

LUDWIG, E. 1949. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Nachniere.* Acta anat. 8: 1-17.

— 1950. *Zur Entwicklungsgeschichte des menschlichen Nierenbeckens.* Acta anat. 11: 120-45.

— 1957. *Embryologische Beobachtungen an den Harnorganen der Maus und des Goldhamsters.* Acta anat. 29: 1-19.

LUDWIG, K. S. 1965. *Über die Beziehungen der Kloakenmembran zum Septum urorectale bei menschlichen Embryonen von 9 bis 33 mm SSL.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 124: 401-13.

LUGG, D. J. 1966. *Annual cycle of the weddell seal in the Vestfold Hills Antarctica.* J. Mammal. 47: 317-22.

MACKLIN, C. C. 1921. *The skull of a human foetus of 43 mm greatest length.* Contr. Embryol. 10: 59-103.

MALL, F. P. 1906. *On ossification centers in human embryos less than 100 days old.* Am. J. Anat. 5:

MANGOLD-WIRZ, K. 1966. *Cerebralisation und Ontogenesemodus bei Eutherien.* Acta anat. 63: 449-508.

MARTIN, B. E. 1916. *Tooth development in Dasypus novemcinctus.* J. Morph. 27: 647-91.

MARTIN, R. 1963. *Entwicklungszeiten des Zentralnervensystems von Nagern mit Nesthocker- und Nestflüchterontogenese (Cavia cobaya Schreb. und Rattus norvegicus Exleben).* Rev. suisse Zool. 69: 617-727.

MARTY, R. 1962. *Développement post-natal des réponses sensorielles du cortex cérébral chez le chat et le lapin.* Arch. Anat. microsc. exp. 51: 129-252.

MARTIN, R. D. 1968. *Reproduction and ontogeny in tree-shrews (Tupaia belangeri) with reference to their general behaviour and taxonomic relationships.* Z. Tierpsychol. 25: 409-95.

MATTHES, E. 1912. *Zur Entwicklung des Kopfskelettes der Sirenen.* I. *Die Regio ethmoidalis des Primordialcraniums von Manatus latirostris.* Jena. Z. Naturwiss. 48.

— 1921. *Zur Kenntnis des Knorpelschädels von Halicore dugong.* Zool. Anz. 52: 139-51.

MCCLAIN, J. 1939. *The development of the auditory ossicles of the opossum (Didelphis virginiana).* J. Morph. 64: 211-66.

MCCRADY, J. E. 1938. *The embryology of the opossum.* Am. Anat. Mem. 16: 1-226.

MEAD, C. 1909. *The chondrocranium of an embryo pig, Sus scrofa.* Am. J. Anat. 9: 157-210.

MERKEL, C. L. 1857. *Über den Sinus piriformis. Stimm- und Sprachorgane.* Leipzig.

MINOT, C. S. und E. TAYLOR. 1905. *Normentafeln zur Entwicklung der Wirbeltiere: Oryctolagus cuniculus.* Fischer, Jena.

MOFFET, B. 1957. *The prenatal development of the human temporomandibular joint.* Contr. Embryol. 36: 19-28.

MOHR, E. 1933. *Die postembryonale Entwicklung von Talpa europaea.* Vidensk. Medd. dansk. naturh. Foren. 94: 249-72.

— 1952. *Die postnatale Gebiss-Entwicklung einiger Nagetiere.* Zool. Anz. 148: 193-99.

— 1954. *Die freilebenden Nagetiere Deutschlands.* Jena.

MOREAU, M.-G. 1963. *Organogenèse et différentiation sexuelle du tubercle génital de foetus de Rat.* Arch. Anat. microsc. Morph. gén. 52: 409-28.

MORRIS, B. 1961. *Some observations on the breading season of the hedgehog and the handling and rearing of the young.* Proc. zool. Soc. Lond. 136: 201-206.

MORRISON, P. R., F. A. RYSER and R. L. STRECKER. 1954. *Growth and development of temperature regulation in the tundra redback vole (Clethrionomys rutilus dawsoni).* J. Mamm. 35: 376-86.

MORRISON, P. and J. H. PETAJAN. 1962. *The development of temperature regulation in the opossum Didelphis marsupialis virginiana.* Physiol. Zool. 35: 52-65.

MORRISON, P. R. 1946. *Temperature regulation in Central America opossum.* J. Cell. comp. Phys. 27: 125-37.

MUGGIA, G. 1931. *Der Knorpelschädel eines Pferdeembryos.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 95: 297-325.

MÜLLER, F. 1967. *Zum Vergleich der Ontogenesen von Didelphis virginiana und Mesocricetus auratus.* Rev. suisse Zool. 74: 607-13.

— 1968 *a. Zur Phylogenese des sekundären Kiefergelenks.* Rev. suisse Zool. 75: 373-414.

— 1968 *b. Die transitorischen Verschlüsse in der postnatalen Entwicklung der Marsupialia.* Acta anat. 71: 581-624.

— 1968 *c. Methodische Gesichtspunkte zum Studium der Evolution der Säuger-Ontogenesetypen.* Rev. suisse Zool. 75: 630-43.

— 1969 *a. Zur frühen Evolution der Säuger-Ontogenesetypen.* Acta anat. 74: 297-488.

— 1969 *b. Zum Verhältnis von Körperentwicklung und Cerebralisation in Ontogenese und Phylogenese der Säuger.* Verh. Basl. Natf. Ges. 80: 1-31.

— 1969 *c. Zur Phylogenese des sekundären Kiefergelenks: Zeugniswert diarthognather Fossilien im Lichte neuer ontogenetischer Befunde.* Rev. suisse Zool. 76: 710-15.

MÜLLER, H. 1951. *Zur Biologie von Hermelin (Mustela erminea) und Mauswiesel (Mustela nivalis).* Rev. suisse Zool. 58: 421-27.

— 1954. *Zur Fortpflanzungsbiologie des Hermelins (Mustela erminea)* Rev. suisse Zool. 61: 451-53.

MÜNTER, H. 1914. *Beschreibung der äusseren Körperform von Embryonen der Species Centetes ecaudatus nebst einem Beitrage zur Kenntnis der Igelstachel-Entwicklung.* Reise i. Ostafr. VOELTZKOW 4/4: 417-35.

NAPIER, J. R. and P. H. NAPIER. 1967. *A handbook of living Primates. Morphology, ecology and behaviour of nonhuman primates.* Acad. Press, London.

NAUCK, E. T. 1928. *Die Bildung der primären Mundhöhlenseitenwand.* Morph. Jb. 59: 1-40.

— 1929. *Beiträge zur Kenntnis des Skeletts der paarigen Gliedmassen der Wirbeltiere. VI. Das Schlüsselbein der Säugetiere und die Coracoprocoracoidplatte.* Morph. Jb. 62: 203-43.

— 1942. *Zur Lageentwicklung des Kehlkopfes.* Morph. Jb. 87: 536-65.

NESSLINGER, C. L. 1956. *Ossification centers and skeletal development in the postnatal virginia opossum.* J. Mamm. 37: 382-94.

NEWFANG, D. M. 1947. *Sex differentiation in the nine-banded armadillo Dasypus novemcinctus.* J. Morph. 81: 283-315.

NEWMAN, H. H. and J. T. PATTERSON. 1910. *The development of the nine-banded armadillo, from the primitive streak to birth, with especial reference to the question of specific polyembryony.* J. Morph. 21: 359-423.

NOBACK, C. R. 1944. *The developmental anatomy of the human osseous skeleton during the embryonic, fetal and circumfetal periods.* Anat. Rec. 88: 91-125.

NOORDENBOS, W. 1905. *Über die Entwicklung des Chondrocraniums der Säugetiere.* Petrus. Camper Deel 3: 368-430.

NUSBAUM, J. 1896. *Zur Entwicklungsgeschichte des Gaumens, der Stenonschen und Jacobsonschen Kanäle und der Hypophyse beim Hunde.* Anz. Akad. Wiss. Krak.: 148-153.

OLIVIER, G. et H. PINEAU. 1958. *Croissance prénatale comparée du macaque et de l'homme.* C. R. Séanc. Acad. Sci. Paris 246: 1292-94.

OLMSTEAD, M. P. 1911. *Das Primordialcranium eines Hundeembryos.* Anat. H. 43: 339-74.

O-RAHILLY, R., D. J. GRAY and E. GARDNER. 1957. *Chondrification of staged human embryos.* Contr. Embryol. 36: 183-192.

ORR, R. T. 1942. *Observations on the growth of young brush rabbits.* J. Mamm. 23: 298-302.

OTIS, E. M. and R. BRENT. 1954. *Equivalent ages in mouse and human embryos.* Anat. Rec. 120: 33-64.

PARKER, W. K. 1885. *On the structure and development of the skull in the Mammalia.* Phil. Trans. 176: 121-276.

PENSA, A. 1913. *Observations sur l'ossification de la mandibule chez l'homme.* C. R. Assoc. anat. Lausanne.

PETER, K. 1906. *Die Entwicklung des Geruchorganes und des Jacobsonschen Organes in der Reihe der Wirbeltiere. Hdb. Entw.-Gesch. d. Wirbeltiere* (HERTWIG, Jena), II, 2.

PETRI, C. 1935. *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein, zugleich ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Skelettentwicklung der Säuger.* Vjschr. schweiz. natforsch. Ges. 80: 157-240.

PETTER, G. 1962. *Les rapports de la mandibule et de la chaîne des osselets chez le nouveau-né de Poecilictis libyca.* Mammalia 26: 506-11.

PICHOTKA, J. 1960. *Die Beziehung zwischen Körpertemperatur und Stoffwechselgrösse bei neugeborenen Nagern.* Pflügers. Arch. ges. Physiol. 272: 26-27.

— 1964. *Chemische Temperaturregulation bei neugeborenen Mäusen.* Helgol. wiss. Meeresunters. 9: 274-84.

PINCUS, STERNE, ENZMANN, 1933. *The development of temperature regulation in the mouse.* Proc. Nat. Acad. Sci. 19: 729-33.

PINTHUS, B. 1955. *Ein Beitrag zur Entwicklung der Nasenhöhlen und des Gaumens bei menschlichen Embryonen von 13 bis 37 mm SST.* Diss., Zürich.

POHLMANN, E. H. 1910. *Die embryonale Metamorphose der Physiognomie und der Mundhöhle des Katzenkopfes.* Morph. Jb. 41: 615-80.

POLITZER, G. 1931. *Über die Entwicklung des Dammes beim Menschen.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 95: 734-68.

— 1932. *Die Ergebnisse einer Untersuchung über die Entwicklung des Dammes beim Menschen.* Zbl. Gynäk. 56 (I), 579-85.

— 1934. *Über die Entwicklung des Dammes bei den Säugetieren.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 95: 734-68.

— 1932. *Die Ergebnisse einer Untersuchung über die Entwicklung des Dammes beim Menschen.* Zbl. Gynäk. 56 (I), 579-85.

— 1934. *Über die Entwicklung des Dammes bei den Säugetieren.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 102: 690-709.

— 1954. *Zur Frühentwicklung des Müllerschen Ganges beim Menschen.* Anat. Anz. 100: 32-36.

PORTMANN A. 1935. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta Biotheor. 1: 59-90.

— 1938. *Die Ontogenese der Säugetiere als Evolutionsproblem. I. Die Ausbildung der Keimblase, II. Zahl der Jungen, Tragzeit und Ausbildungsgrad der Jungen bei der Geburt.* Bio-Morphosis 1: 49-66, 109-126.

— 1951. *Ontogenesetypus und Cerebralisation in der Evolution der Vögel und Säuger.* Rev. suisse Zool. 54: 427-34.

— 1959. *Die Entwicklungsperiode vom 11-bis 14. Bruttag und die Verkürzung der Brutzeit bei Vögeln.* Nat. forsch. Ges. Zürich 104: 200-207.

— 1962. *Cerebralisation und Ontogenese.* Med. Grundl. forsch. Stuttgart.

— 1965. *Über die Evolution der Tragzeit bei Säugetieren.* Rev. suisse Zool. 72: 658-66.

— 1970. *La cérébralisation des Mammifères.* Traité Zool. 16., i. Druck.

PSENNER, H. 1940. *Beobachtungen an einem gefangenen grossen Wiesel, Mustela erminea* L. Zool. Gast. 12: 315-22.

PÜTTER, A. 1901. *Das Auge der Wassersäugetiere.* Inaug. Diss. Breslau.

PUJOL, R. and R. MARTIY. 1968. *Structural and physiological relationships of the maturing auditory system.* In: Ontogenesis of the Brain: 377-85. Charles Univ., Prague.

RAMASWAMI, L. S. 1957. *The development of the skull in the slender Loris, Loris tardigradus Lydekkeranus Cabr.* Acta Zool. 38: 27-68.

REINBACH, W. 1952. *Zur Entwicklung des Primordialcraniums von Dasypus novemcinctus.* Z. Morph. Anthr. 44: 375-444.

— 1953. *Zur Entwicklung des Primordialcraniums von Dasypus novemcinctus II.* Z. Morph. Anthrop. 45: 1-72.

— 1965. *Das Cranium eines menschlichen Feten von 93 mm Scheitel-Steiss-Länge.* Z. Anat. Entw.-Gesch.: 124: 1-50.

— 1967. *Über einen Rest des Parasphenoids beim Menschen.* Z. Anat. EntwGesch. 126: 49-54.

REINHARD, W. 1958. *Das Cranium eines 33 mm langen Embryos des Mantelpavians Papio hamadryas.* Z Anat. Entw.-Gesch. 120: 427-55.

REITER, A. 1942. *Die Frühentwicklung der menschlichen Wirbelsäule I. Die Frühentwicklung der Brustwirbelsäule.* Z. Anat. EntwGesch. 112: 185-220.

RICHANY, S., T. BAST and B. ANSON. 1954. *The development and adult structure of the malleus, incus and stapes.* Ann. Otol. Rhinol. 63: 394-434.

RICHARDSON, W. B. 1942. *Ring-tailed cats (Bassariscus astutus): their growth and development.* J. Mamm. 23: 17-26.

— 1943. *Wood rats (Neotoma albigula): their growth and development.* J. Mamm. 24: 130-143.

RICKENMANN, E. 1957. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie insbesondere des Beckens bei Catarrhinen.* Acta anat., Suppl. 27: 3-118.

RIDEWOOD, W. G. 1922. *Observations on the skull in foetal specimens of Whales of the genera Megaptera and Balaenoptera.* Phil. Trans. R. Soc. Lond. B 211: 209-72.

ROLAND, E. J. 1934. *Morfogenesi dell'orechhio esterno.* Ric. Morf. 13: 1-64.

ROSHAN, P. D. H., H. S. N. GREEN and HU. CH'UAN-K'UEI. 1953. *Observations on the gestation period of the rabbit.* J. exp. Zool. 72: 195-212.

ROTH, H. 1964. *Angaben über Tremarctos ornatus.* Zool. Gart. NF: 29: 107-129.

ROUX, G. H. 1947. *The cranial development of certain ethiopian Insectivores and its bearing on the mutual affinities of the group.* Acta Zool. 28: 165-393.

RUDOLPHI, A. 1828. *Über den Embryo der Affen und einiger anderer Säugetiere.* Abh. Akad. Wiss. Phys. Kl. Berlin: 35-42.

RYSGAARD, I. 1952. *Ursula, Björnungens Dagbog.* Zool. Gart. NF 17: 65.

SAKURAI, T. 1906. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Rehes (Cervus capreolus).* Jena.

SCHAEFFER, H. 1932. *Ossifikationsvorgänge im Gliedmassenskelett der Hauskatze.* Morph. Jb. 70: 548-600.

— 1934. *Die Ossifikation im Gliedmassenskelett des Hundes.* Morph. Jb. 74: 472-514.

SCHINZ, H. R. 1937. *Ossifikationsstudien beim neugeborenen Schwein und beim neugeborenen Tapir.* Viertjschr. natf. Ges. Zürich 82: 21-44.

— 1965. *Drei weitere Beispiele für Nestflüchter und Nesthocker.* Fortschr. Röntg. str. Nukl. med. 102: 212-13.

SCHINZ, H. R. und R. ZANGERL. 1937. *Beiträge zur Osteogenese des Knochensystems beim Haushuhn, bei der Haustaube und beim Haubensteissfuss.* Denkschr. schweiz. Ges. Naturw. 77: 117-65.

SCHLIEMANN, H. 1966. *Cranium von Canis lupus.* Morph. Jb. 109: 502-600.

SCHLOTT, M. 1950. *Zur Kenntnis der Jugendentwicklung des Baribals.* Zool. Gart. N. F. 15: 40-44.

— 1956. *Notizen zur Kenntnis der Jugendentwicklung von Cercopithecus callitrichus.* I. Geoffr. Zool. Gart. N.F. 21: 270-74.

SCHMIDT-EHRENBERG, E. C. 1942. *Die Embryogenese des Extremitätenskeletts der Säugetiere.* Diss., Zürich.

SCHMIDT, V. 1910. *Zur Entwicklung des Kehlkopfes und der Luftröhre bei den Wirbeltieren.* Anat. Anz. 35: 473-78.

SCHNEEBELI, S. 1958. *Zur Anatomie des Hundes im Welpenalter: Form und Grössenverhältnisse innerer Organe.* Diss., Zürich.

SCHNEIDER, O. 1938. *Der Pharynx des Neugeborenen und seine Beziehung zur Mund- und Nasenhöhle.* Z. Anat. Entw. Gesch. 109: 230-44.

SCHNEIDER, P. P. 1935. *Über die Primitiv -Entwicklung der Nase in der Reihe der Wirbeltiere.* Z. Anat. Entw. Gesch. 104: 61-79.

SCHNEIDER, R. 1955. *Zur Entwicklung des Chondrocraniums von Bradypus.* Morph. Jb. 95: 209-301.

SCHOOLEY, J. P. 1934. *Early development in some Sciuridae.* J. Morph. Phil. 56: 477-512.

SCHORR, G. 1908. *Zur Entwicklungsgeschichte des sekundären Gaumens bei einigen Säugetieren und beim Menschen.* Anat. H. 36: 69-106.

SCHREIBER, K. 1916. *Zur Entwicklungeschichte des Walschädels.* Zool. Jb. Anat. 39: 201-36.

SCHULTE, H. von. 1918. *Anatomy of a foetus of Balaenoptera borealis.* Mem. Am. Mus. nat. Hist. 1: 389-502.

SCHULTZ, A. H. 1921. *Fetuses of the guiana howling monkey.* Zoologia N. Y. 3: 243-62.

— 1924. *Observations on Colobus fetuses.* Bull. Am. Mus. nat. Hist. 49: 443-57.

— 1925. *Embryological evidence of the evolution of man.* J. Wash. Acad. Sci. 15: 247-63.

— 1926. *Fetal growth of man and other primates.* Q. Rev. Biol. 1: 465-521.

— 1933 *a. The fetus of an Orang-Utan.* Rep. Lab. Mus. comp. Path. Zool. Soc. Philad. 61: 28-37.

— 1933 *b. Chimpanzee fetuses.* Am. J. Phys. Anthrop. Phil. 18: 61-79.

— 1937. *Fetal growth and development of the Rhesus Monkey.* Contr. Embryol. 479: 71-98.

SCHULTZ, A. 1940. *Growth and development of the chimpanzee.* Contr. Embryol. 28, 518: 1-63.
— 1942. *Growth and development of the proboscis monkey.* Bull. Mus. comp. Zool. 89: 279-314.
— 1948. *The number of young at birth and the number of nipples in primates.* Am. J. phys. Anthrop. 6: 1-24.
— 1949. *Ontogenetic specialisations of man.* Arch. Julius Klaus-Stift 24: 197-216.
SCOTT J. H. 1951. *The development of joints concerned with early* jaw movements in the sheep. J. Anat. Lond. 85: 36-43.
SCOTT, J. P. 1937. *The embryology of the guinea pig.* Am. J. Anat. 60: 397-432.
SELENKA, E. 1892. *Affen Ostindiens.* Stud. Entw.-Gesch. Tiere, 5, Wiesbaden.
— 1899. *Menschenaffen 7. Studien über Entwicklung und Schädelbau.* III. *Entwicklung des Gibbon (Hylobates und Siamang).* pp. 165-172. Wiesbaden.
— 1902. *Menschenaffen. Zur vergleichenden Keimesgeschichte der Primaten.* pp. 329-72. Wiesbaden.
SHAPIRO, H. H. 1930. *Growth and time correlations between ossification centers in the long bones and calcification centers in the mandibular dentition of the cat.* Int. J. Orthodontia oral surg. radiogr. 16: 690-702.
SHARMAN, G. B. 1959. *Evolution of marsupials.* Austr. J. Sci. 22.
SHIKINAMI, J. 1926. *Detailed form of the wolffian body in human embryos of the first eight weeks.* Contr. Embryol. 93: 51-61.
SITT, W. 1943. *Zur Morphologie des Primordialcraniums und des Osteocraniums eines Embryos von Rhinolophus rouxii von 15 mm SST.* Morph. Jb. 88: 268-342.
SLEPZOV, M. M. 1940. *Development of the osteocranium of the Odontocti during ontogenesis and phylogenesis.* C. R. Acad. Sci. URSS 28: 363-66.
SLIJPER, E. J. 1960. *Die Geburt der Säugetiere. Hdb. Zool., Kükenthal* 9: 1-108.
SMETS, G. 1885. *Notes sur la tête d'un foetus de Balaenoptera sibbaldii (Gray).* Ann. Soc. Sci. Brux. 9: 187-204.
SÖLLER, L. 1931. *Über den Bau und die Entwicklung des Kehlkopfs bei Krokodiliern (Caiman) und Marsupialiern (Didelphis).* Morph. Jb. 68: 493-541.
SOULIÉ, A. 1905. *Sur les premiers stades du développement de l'œil de la Taupe.* Bibliogr. anat.: 12-17.
— et E. BARDIER. 1907. *Recherches sur le développement du larynx.* J. Anat. Physiol. 43: 137-240.
— et C. BONNE. 1907. *Sur les premiers stades du développement du larynx chez la Taupe (Talpa europaea).* C. R. Ass. anat. Nancy: 12-17.
— 1909. *Recherches sur le développement du larynx chez la taupe.* J. Anat. Physiol. 45: 122-75.
SOBOTTA, J. 1913. *Über eineiige Zwillinge des Menschen und die Polyembryonie bei den Gürteltieren.* Würzb. Sber. phys. Ges. 87-94.
SPARK, C. and A. B. DAWSON. 1928. *The order and time of appearance of centers of ossification in the fore and hind limbs of the albino rat, with special reference to the possible influence of the sex factor.* Am. J. Anat. 41: 411-45.
SPATZ, W. B. 1964. *Beitrag zur Kenntnis der Ontogenese des Cranium von Tupaia glis DIARD 1820.* Morph. Jb. 106: 321-416.
— 1967. *Die Ontogenese der Cartilago Meckeli und der Symphysis mandibularis bei Tupaia glis DIARD 1820. Die distale Verknöcherung des Meckelschen*

Knorpels als funktionelle Anpassung an den Saugakt. Fol. primatol. 6: 180-203.

SPRANKEL, H. 1959. *Fortpflanzung von Tupaia glis DIARD 1820 (Tupaiidae, Prosimiae) in Gefangenschaft.* Naturw. 46: 338.

— 1960. *Zucht von Tupaia glis DIARD 1820 (Tupaiidae, Prosimiae) in Genfangenschaft.* Naturw. 47: 213-15.

— 1961. *Über Verhaltensweisen und Zucht von Tupaia glis (DIARD 1820 in Gefangenschaft.* Z. wiss. Zool. 165: 186-220.

STADELMANN, F. 1916. *Die sogenannten Gaumenfortsätze und die Umlagerung des Gaumens. Kritische Studien an Embryonen des Schafes (Ovis aries) und des Schweines (Sus domestica) und an einem Hund-Embryo mit Lippenkiefergaumenspalte.* Morph. Jb. 50: 115-65.

STARCK, D. 1940. *Über die rudimentären Zahnanlagen und einige weitere Besonderheiten der Mundhöhle von Manis javanica. DESM.* Anat. Anz. 89: 305-15.

— 1941. *Zur Morphologie des Primordialcraniums von Manis javanica* Morph. Jb. 86: 1-122.

— 1942. *Beitrag zur Kenntnis der Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Chiropterencraniums. Das Chondrocranium von Pteropus semindus.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 112: 588-633.

— 1952. *Form und Formbildung der Schädelbasis der Chiroptera.* Verh. anat. Ges. Jena 50: 114-21.

— 1953. *Morphologische Untersuchungen am Kopf der Säugetiere, besonders der Prosimier, ein Beitrag zum Problem des Formwandels des Säugetierschädels.* Z. wiss. Zool. 157: 169-219.

— 1956. *Über den Reifegrad neugeborener Ursiden im Vergleich mit andern Carnivoren.* Säugetierk. Mitt. 4: 21-27.

— 1959. *Ontogenie und Entwicklungsphysiologie der Säugetiere.* Hdb. Zool. Kükenthal 8: 1-276.

— 1960. *Das Cranium eines Schimpansenfetus (Pan troglodytes Blumenbach 1799) von 71 mm SST nebst Bemerkungen über die Körperform von Schimpansenfeten (Ein Beitrag zur Kenntnis des Primatencraniums II).* Morph. Jb. 100: 559-647.

— 1962. *Das Cranium von Propithecus spec. (Prosimiae, Lemuriformes, Indriidae). Beiträge zur Kenntnis des Primaten-Craniums. III.* Bibl. primatol.: 163-96.

— 1965. *Embryologie, ein Lehrbuch auf allgemein biologischer Grundlage.* Thieme, Stuttgart.

— 1967. *Le crâne des Mammifères.* Traité zool. 16: 405-549, 1094-1102.

STEIN, G. H. W. 1950. *Zur Biologie des Maulwurfs, Talpa europaea* L. Bonner zool. Beitr. 1: 97-116.

STEINEMANN, P. 1966. Zool Gart. N. F. 32: 129-145.

STREETER, G. L. 1920. *Weight, sitting heigth, head size, foot length and menstrual age of the human embryo.* Contr. Embryol. 11, 274: 143-170.

— 1942. *Developmental horizons in human embryos. Description of age group XI: 13 to 20 somites and age group XII: 21 to 29 somites.* Contr. Embryol. 30: 213-45.

— 1945. *Developmental horizons in human embryos. Description of age group XIV, period of indentation of the lens vesicle.* Contr. Embryol. 31: 29-63.

— 1951. *Developmental horizons in human embryos. Description of age groups XIX, XX, XXI, XXII, XXIII.* Contr. Embryol. 34: 166-85.

STRONG, R. M. 1925. *The order, time and rate of ossification of the albino rat (Mus norvegicus albinus) skeleton.* Am. J. A. nat. 26: 315-55.

STRUTHERS, P. H. 1927. *The prenatal skull of the canadian porcupine (Erethizon dorsatus).* J. Morph. Phil. 44: 127-216.

SWINDLER, D. R., T. W. JENKINS and A. W. WEISS. 1968. *Biology of the howler monkey (Alouatta caraya). IV. Fetal growth and development.* Bibl. primatol. 7: 26-47.

TABER, F. W. 1945. *Contribution on the life history and ecology of the nine-banded armadillo.* J. Mamm. 26: 211-26.

TERRY, R. J. 1917. *The primordial cranium of the cat.* J. Morph. 29: 281-433.

THENIUS, E. und H. HOFER. 1960. *Stammesgeschichte der Säugetiere.* Springer, Berlin.

THENIUS, E. 1967. *Die Herkunft der Säugetiere.* Naturw. Med. 4: 39-54.

TIMS, M. 1908. *Tooth-vestiges and associated mouth-parts in the Manidae.* J. Anat. Phys. 42: 375-87.

TOEPLITZ, C. 1920. *Bau und Entwicklung des Knorpelschädels von Didelphis marsupialis.* Zoologica 70: 1-84.

TOIVONEN, S. 1947. *Über die Entwicklung der Vor- und Urniere beim Kaninchen.* Ann. Acad. Sci. fenn. Biol. 8: 1-27.

TOLDT, K. 1908. *Röntgenogramme von kleinen Säugetieren.* Verh. zool. bot. Ges. Wien 58: 234-36.

— 1913. *Über die äussere Körpergestalt eines Fetus von Elephas maximus L.* Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-natw. Kl. 90: 259-300.

— 1914. *Über den Wert der äusserlichen Untersuchung fortgeschrittener Entwicklungsstadien von Säugetieren.* Verh. zool. bot. Ges. Wien 64: 1-35, 176-209.

— 1915. *Äusserliche Untersuchung eines neugebroenen Hippopotamus amphibius L. mit besonderer Berücksichtigung des Integuments und Bemerkungen über die fǝtalen Formen der Zehenspitzenbekleidung bei Säugetieren.* Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-natw. Kl. 92: 653-707.

TORREY, T. W. 1943. *The development of the urinogenitalsystem of the albino rat.* Am. J. Anat. 72: 113-48.

TOURNEUX, F. 1888. *Sur les premiers développements du cloaque du tubercule génital et de l'anus chez l'embryon de mouton.* J. Anat. physiol. 24: 503-17.

TRINCHESE, S. 1870. *Descrizione di un feto di Organ-Utan.* Ann. Mus. civ. Storia nat. Genova 1: 9-46.

URSING, B. 1932. *Über Entwicklung und Bau des Hand- und Fuss-Skeletts bei Bradypus tridactylus.* Acta Univ. Lund. 28: 1-108.

— 1934. *Untersuchungen über Entwicklung und Bau des Hand- und Fuss-Skeletts bei Mammalia. Procavia daemon.* Morph. Jb. 55.

VILAS, E. 1933. *Über die Entwicklung des Müllerschen Hügels und des Hymen beim Menschen.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 101: 752-67.

VOIT, M. 1909. *Das Primordialcranium des Kaninchens unter Berücksichtigung der Deckknochen.* Anat. H. 38: 425-616.

VÖLKDER, O. 1922. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte des Ziesels (Spermophilus citellus).* Jena.

WACHNITZ L. 1939. *Vorübergehender epithelialer Nasenverschluss bei Säugerembryonen.* Acta biol. Latvica. 9: 25-68.

WAGENEN, G. van and C. W. ASLING. 1958. *Roentgenographic estimation of bone age in the Rhesus Monkey (Macaca mulatta).* Am. J. Anat. 103: 163-85.

WAGENEN, G. 1964. *Ossification in the fetal monkey (Macaca mulatta). Estimation of age and progress of gestation by roentgenography.* Am. J. Anat. 114: 107-32.

WALKER, E. 1964. *Mammals of the world.* Baltimore.

WARREN, K. B. 1955. *The mammalian fetus: physiological aspects of development.* Cold Spring Harb. Symp. quant. Biol. 19: 1-225.

WATERMAN, A. J. 1943. *Studies of normal development of the New Zealand white strain of rabbit. 1 oogenesis, 2 external morphology of the embryo.* Am. J. Anat. Phil.: 473-515.

WEBER, R. 1949. *Transitorische Verschlüsse von Fernsinnesorganen in der Embryonalperiode bei Amnioten.* Rev. suisse Zool. 57: 16-108.

WEBER, S. 1897. *Zur Entwicklungsgeschichte des uropoetischen Apparats bei Säugern.* Diss., Jena.

WEGNER, M. 1912. *Mund- und Rachenverhältnisse bei neugeborenen Carnivoren im Vergleich zum erwachsenen, mit besonderer Berücksichtigung der physiologischen Vorgänge, die sich bei der Atmung und der Nahrungsaufnahme abspielen.* Arch. Naturgesch. Abt. A 1: 1-26.

WELLER, G. L. 1933. *Development of the thyroid, parathyroid and thymus glands in man.* Contr. Embr. 24, 141: 95-139.

WENIG, J. 1923. *Die Entwicklung des sekundären Gaumens der Säuger.* Morph. Jb. 52: 303-26.

WESSEL, M. 1967. *Untersuchungen zum Genitalzyklus der Hausmaus Mus musculus L. 1758 und Entwurf einer Normentafel der Embryonalentwicklung.* Zool. Jb. Anat. 84: 375-424.

WETTSTEIN, O. 1920. *Aeussere morphologische Unterschiede zwischen Feten von Elephas africanus und E. maximus.* Ark. Zool. 13: 1-15.

WHITNEY, E. G. 1951. *The development of the carpal bones in the bat.* J. Morph. 89: 409-22.

WIEDERSHEIM, R. 1901. *Beiträge zur Kenntnis der äusseren Nase von Semnopithecus nasicus.* Z. Morph. Anthrop. 300-350.

WILSON, C. W. 1914. *Development and histology of the integument fo the nine-banded armadillo (Tatusia novemcincta).* Bull. Univ. Texas Austr. Sci. 36:756.

WILTSCHKE, H. 1960. *Über eine Erweiterung des Wolffschen Ganges und der Nierenanlage durch Fehlen der Ausmündung in die Kloake und über die Sekretion der Urniere.* Z. Anat. Entw.-Gesch. 121: 536-49.

WINDLE, W. F. and A. M. GRIFFIN. 1931. *Observations on embryonic and fetal movements of the cat.* J. comp. Neurol. Phys. 52: 149-88.

WIRZ, K. 1950. *Zur quantitativen Bestimmung der Rangordnung bei Säugetieren.* Diss., Basel.

WISLOCKI, G. B. 1927. *On the placentation of the tridactyl slooth (Bradypus griseus) with a description of the characters of the fetus.* Contr. Embryol. 19:

— 1930. *On an unusual placental form in the Hyracoidea; its bearing on the theory of the phylogeny of the placenta.* Contr. Embryol. 407: 83-95.

— and O. P. van der WESTHUYSEN. 1940. *The placentation of Procavia capensis, with a discussion of the placental affinities of the Hyracoidea.* Contr. Embryol. 28. 171: 66-88.

WISSMER, A. 1927. *Le développement et l'organisation statique de la mandible fœtale chez l'homme.* Arch. Anat. Histol. Embriol. 7: 335-426.

WITSCHI, E. 1962. *Growth including reproduction and morphological development. VII. Prenatal vertebrate development.* Fed. Am. Soc. exp. Biol., Washington.

WITTKE, G. 1967. *Wärmehaushalt der Säugetiere und Vögel.* Fortschr. Zool. 18: 301-36.
WOLBURG, I. 1957. *Über die Entwicklung der Temperaturregulation bei Jungsäugern.* Zool. Anz., Suppl. 20: 79-85.
WOOD, N. and L. WRAGG. 1967. *The premaxilla: embryological evidence that it does not exist in man.* Anat. Rec. 158: 485-90.
WRIGHT, H. M., C. W. ASLING, H. L. DOUGHERTY, N. M. NELSON and H. M. EVANS. 1958. *Prenatal development of the skeleton in Long-Evans rats.* Anat. Rec. 130: 659-72.
WUNDER, W. von. 1937. *Brutpflege und Nestbau bei Säugetieren.* Ergebn. Biol. 14.
YOKOH, Y. 1967. *Development of the palate in man.* Acta anat. 68: 1-8.
ZIEHEN, T. 1905. *Morphogenie des Centralnervensystems der Säugetiere.* In: HERTWIG, O. *Hbd. der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere.* 2: 389-92.
— 1904. *Das Centralnervensystem der Monotremen und Marsupialier: 3. Teil Zur Entwicklungsgeschichte des Centralnervensystems von Echidna hystrix.* Zool. Forsch. r. Austr. 3, 2: 229-96.
ZIETZSCHMANN, O. 1919. *Beiträge zum Bau und zur Entwicklung von Hautorganen bei Säugetieren.* Anat. Anz. 52: 332-49.
— 1924. *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der Haustiere.* Berlin.
ZUCKERMAN, S. 1952. *The breeding seasons of mammals in captivity.* Proc. zool. Soc. Lond. 122: 827-950.

